

Aus dem Physiologischen Institut der Freien Universität Berlin
Geschäftsführender Direktor: Professor Dr. med. E. Zerbst

ÜBER BINOCULARE INTERAKTION BEI DER ENTSTEHUNG DES SIGMA-OPTOKINETISCHEN NYSTAGMUS DES MENSCHEN

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Birgit Zeisberg, geb. Adler
aus Berlin

1983



Aus dem Physiologischen Institut der Freien Universität Berlin
Geschäftsführender Direktor: Professor Dr. med. E. Zerbst

ÜBER BINOCULARE INTERAKTION BEI DER ENTSTEHUNG
DES SIGMA-OPTOKINETISCHEN NYSTAGMUS DES MENSCHEN

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Birgit Zeisberg, geb. Adler
aus Berlin

1983

Referent: Prof. Dr. med. O.-J. Grüsser

Korreferent: Prof. Dr. med. J. Wollensak

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fachbereiche
der Freien Universität Berlin

Promoviert am 18. Oktober 1983

Für meine Eltern



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546623_0006

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
EINFÜHRUNG	7
1. HISTORISCHE EINLEITUNG	9
2. ANATOMISCHE GRUNDLAGEN DER BLICKMOTORIK UND DES OKN	14
2.1 Erregungszuflüsse zu den blickmotorischen Regionen des Hirnstammes	15
2.2 Das visuelle System	17
2.3 Die zentrale Sehbahn	17
2.4 Stereosehen	18
3. FRAGESTELLUNG DER ARBEIT	21
4. METHODE	23
4.1 Aufzeichnungen	23
4.2 Reizmuster	25
4.3 Zeitliche Verzögerung dichoptischer Reize	32
4.4 Auslösung der Augenfolgebewegungen	32
4.5 Datenanalyse	34
5. ERGEBNISSE	34
5.1 Einfluß der Leuchtdichte auf Sigma-Bewegung und Sigma-OKN	34
5.2 Monoculare Tiefenwahrnehmung während der Sigma-Bewegung	36
5.3 Sigma-Bewegung von Komponenten des Stereosehens - retinale Disparität des periodischen Musters	36
5.4 Sigma-Effekte, die durch stroboskopisch beleuchtete Stereostreifen entstehen	41
5.4.1 <i>Sigma-Folgebewegungen</i>	41
5.4.2 <i>Sigma-OKN</i>	46
5.4.3 <i>Variation von Frequenz und zeitlicher Verzögerung der dichoptischen Reize</i>	49
a) <i>Synchrone binoculare Lichtreize</i>	49
b) <i>Asynchrone binoculare Lichtreize</i>	49
5.5 Sigma-Effekte mit zweidimensionalen random dot-Mustern	49
5.6 Sigma-Bewegung dreidimensionaler Objekte	56
6. PSYCHOPHYSISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR ENTSTEHUNG DER ALPHA-STREIFEN	61
6.1 Zur Erzeugung von Alpha-Streifen bei stationärem Reizmuster und bewegten Augen	62

	Seite
6.2 Methode zur Erzeugung von Alpha-Streifen bei bewegtem Reizmuster und stationären Augen	62
6.2.1 Reizmuster und Blitzfrequenz	62
6.2.2 Messung der Periode der Alpha-Streifen	65
6.2.3 Schätzen der wahrgenommenen Deutlichkeit der Ausprägung der Alpha-Streifen	65
6.2.4 Maskierungsexperimente	66
6.3 Gesetzmäßigkeiten bei der Wahrnehmung von Alpha-Streifen	66
6.3.1 Erscheinen und Periodizität der Alpha-Streifen	66
6.3.2 Faktoren für die Streubreite von V_e in Experimenten mit stationärem random dot-Muster	78
6.3.3 Effekt der Blitzfrequenz, Anzahl der Blitze einer Reizfolge und Anzahl der Alpha-Streifen für die Sichtbarkeit der Alpha-Streifung	78
6.3.4 Abhängigkeit der Deutlichkeit der Alpha-Streifen von der Periode P_α^*	86
6.4 Kontrollexperimente zur Entstehung der Alpha-Streifen	94
6.4.1 Zeitliches Verrauschen der Blitzfolge	94
6.4.2 Alpha-Streifen bei zeitlich verzögerten dichoptischen random dot-Mustern	94
6.4.3 Augenfolgebewegungen über ein aperiodisches Muster	97
6.4.4 Augenfolgebewegungen über ein leeres Flickerfeld	97
6.4.5 Augenfolgebewegungen und optokinetischer Nystagmus über ein dynamisches visuelles Rauschen	103
6.4.6 Binoculare Interaktionsexperimente mit Alpha-Streifen	104
7. DISKUSSION	105
7.1 Zur Sigma-Bewegung	105
7.2 Zur Entstehung der Alpha-Streifen	107
8. ZUSAMMENFASSUNG	111
9. LITERATURVERZEICHNIS	117

EINFÜHRUNG

Es war ein Problem für die klassische Sinnesphysiologie, eine Erklärung dafür zu finden, wie gleiche Reizung der Rezeptoren unterschiedlich bewertet wird, wenn sich das Verhältnis zwischen dem wahrnehmenden Subjekt und der wahrgenommenen Umwelt ändert. Zum Beispiel wird ein entfernter großer Gegenstand auf der Retina klein abgebildet, aber dennoch in seiner richtigen Größe erkannt. Die objektiv gleiche Verschiebung auf der Netzhaut des Auges wird bei aktiver Augenbewegung als "Standbild", bei Veränderungen der Umwelt als "Bewegungsbild" gesehen.

Eine mögliche Erklärung wurde durch das Reafferenzprinzip von von HOLST und MITTELSTAEDT (1950) eingeführt, die annahmen, daß es zu einer zentralnervösen Verrechnung der ins Zentralnervensystem zurückgemeldeten motorischen Kontrollsignale für die Augenbewegungen und der afferenten visuellen Signale aus der Retina kommen muß.

Trotz zahlreicher theoretischer Diskussionen sind quantitative Messungen der Interaktion von Efferenzkopie und Reafferenz relativ selten. Geeignete Parameter für eine ausführliche Untersuchung bietet das Phänomen der Sigma-Bewegung, die zustande kommt, wenn Augenfolgebewegungen über ein räumliches, periodisches, stroboskopisch beleuchtetes Muster mit der Geschwindigkeit ausgeführt werden, bei der der retinale Reiz von Blitz zu Blitz derselbe bleibt (STOPER, 1967; LAMONTAGNE, 1973). Wird die Scheinbewegung wahrgenommen, kann ein optokinetischer Nystagmus (Sigma-OKN) ausgelöst werden, der seinerseits wieder die Sigma-Bewegung aufrechterhält (BEHRENS und GRÜSSER, 1977, 1979).

Diese theoretisch und quantitativ gut ausgearbeitete Beobachtung war Voraussetzung für die Untersuchungen dieser Arbeit. Ziel der hier vorgelegten Arbeit war es, Daten zur möglichen Lokalisation der Interaktion von Efferenzkopie und Reafferenz im Gehirn zu erhalten. Die Sigma-Bewegung ist abhängig von der "richtigen" Geschwindigkeit der Augenfolgebewegungen V_e , die durch die Periodizität des Musters P_s und die Blitzfrequenz des Stroboskops f_s festgelegt sind:

$$V_e = P_s \cdot f_s \quad (\text{Grad} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (1)$$



In der vorliegenden Arbeit sollte zunächst untersucht werden, ob die Periodizität P_s bereits im retinalen Bild vorgegeben sein muß oder ob sie auch dann noch zu der Wahrnehmung der Scheinbewegung führt, wenn sie erst im Gehirn entsteht. Dies wurde mit Hilfe unterschiedlicher, in der Komplexität stufenweise veränderter Stereomuster untersucht.

Im Verlauf der Arbeit haben wir einige neue psychophysische Phänomene des Sehens entdeckt. Sie werden ebenfalls hier beschrieben.

Ein Teil der im folgenden dargestellten Daten wurde bereits publiziert (ADLER und GRÖSSER, 1979 a-e; ADLER et al., 1981 a-c; ADLER und GRÖSSER, 1982).

1. HISTORISCHE EINLEITUNG

Eine in der Wissenschaftsgeschichte alte, einfache Beobachtung war Grundlage für die Experimente, mit denen sich diese Arbeit befaßt. ARISTOTELES (384-322 v. Chr.) war wahrscheinlich der erste, der beschrieb, daß nach dem Betrachten der Sonne oder irgendeiner anderen hellen Lichtquelle ein Nachbild entsteht, über längere Zeit sichtbar bleibt und sich bei Blickbewegungen ebenfalls zu bewegen scheint. Das durch blendende Lichtreize erzeugte Nachbild ist auf der Netzhaut "stabilisiert".

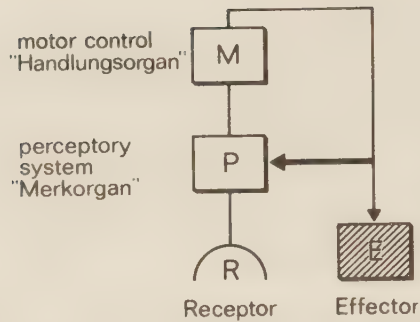
Visuelle Bewegungswahrnehmung kann also durch zwei verschiedene physiologische Mechanismen hervorgerufen werden:

- afferente Bewegungswahrnehmung, die durch Verschiebung visueller Stimuli auf der Retina zustande kommt, und
- efferente Bewegungswahrnehmung, die durch blickmotorische "Befehle" bedingt ist (GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS, 1969; JUNG, 1972, 1973).

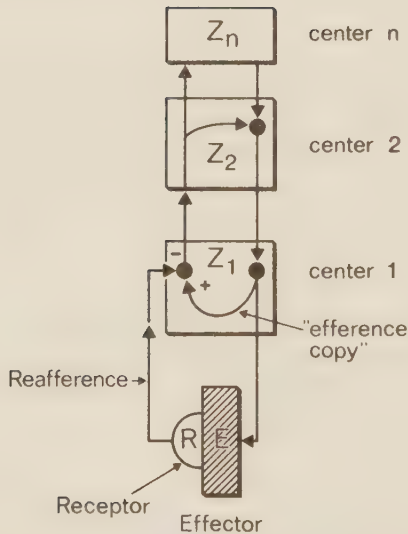
Auch Hermann von HELMHOLTZ (1866) beschrieb die efferente visuelle Bewegungswahrnehmung im Nachbild-Experiment: Bei dem Versuch, ein langdauerndes parafoveales Nachbild im Dunkeln zu fixieren, sieht der Beobachter eine langsame Bewegung des Nachbildes in Richtung der Augenbewegung, wenn die Distanz zwischen Nachbild und Zentrum der Fovea nicht größer als $2-3^\circ$ ist und er versucht, das Nachbild zu fixieren (HEYWOOD und CHURCHER, 1971; KOMMERELL und KLEIN, 1971; KOMMERELL und TAUMER, 1972).

H. von HELMHOLTZ nahm an, daß die "Willensanstrengung" bei den Augenbewegungen innerhalb des Nervensystems mit den afferenten Signalen verrechnet wird, die durch die Verschiebung des Bildes auf der Retina während der Augenbewegung entstehen (MACH, 1875, 1905).

Ein erstes Blockdiagramm der Scheinbewegungen hat J. von UEXKÜLL 1920 veröffentlicht (Abb. 1). Von UEXKÜLL betonte, daß der zur Scheinbewegung eines stabilisierten Netzhautbildes führende Rückkopplungsmechanismus normalerweise dazu dient, die Stabilität der wahrgenommenen visuellen Welt bei Blickbewegungen zu garantieren, obgleich jede Blickbewegung zu retinalen Bildverschiebungen stationärer Objekte führt. Von UEXKÜLLs Modell enthält bereits die wichtigsten Grundlagen, die später in die Theorie der Efferenzkopie eingingen. Von HOLST und MITTELSTAEDT (1950) entwickelten im Reafferenzprinzip fol-



von Uexküll 1920



von Holst und Mittelstaedt 1950

Abb. 1. Allgemeines Schema der Interaktion afferenter visueller Signale und efferenter motorischer Befehlssignale (später Efferenzkopie genannt).

a) Nach von UEXKOLL (1920) modifiziert (oben) und

b) nach von HOLST und MITTELSTAEDT (1950) modifiziert (unten).

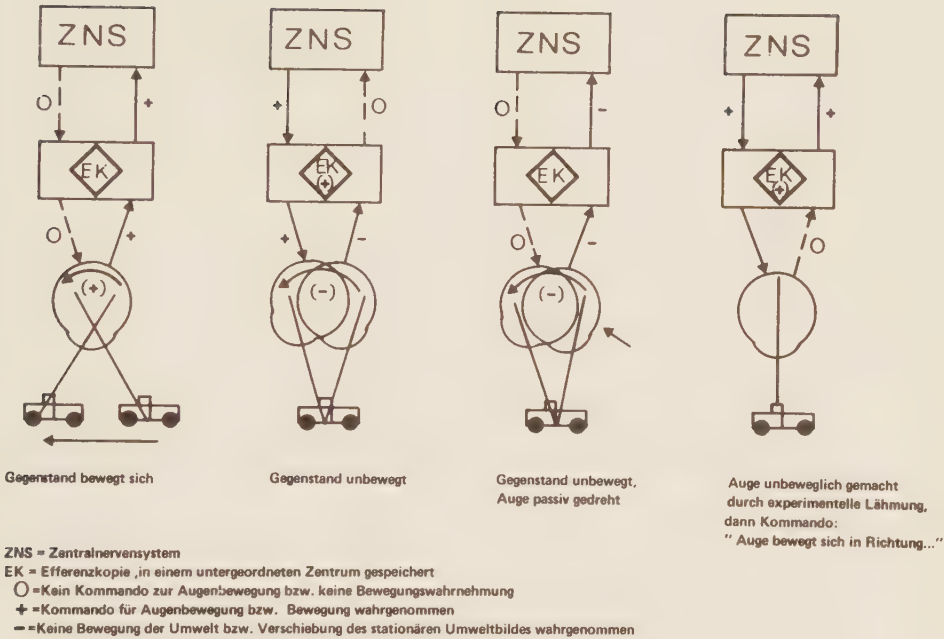


Abb. 2. Allgemeines Interaktionsschema afferenter visueller Signale und efferenter motorischer Befehlssignale bei verschiedenen vorgegebenen Reizsituationen, basierend auf dem Schema nach von HOLST und MITTELSTAEDT.

gende Vorstellungen: Aus einem höheren Nervenzentrum wird ein efferentes Kommando ausgesandt, das den "Effektor" (z.B. die Augenmuskeln) bewegt. Dieser Efferenz streng zugeordnet wird innerhalb des Zentralnervensystems eine Kopie, die "Efferenzkopie", kurzfristig gespeichert. Bei Änderung des Receptors (Auge - Retina) durch die motorischen Kommandos kommt eine Änderung des afferenten Signalfusses zustande (Reafferenz), die im ZNS mit der Efferenzkopie verrechnet wird (Abb. 1, 2).

Die meisten Modelle, die die Rolle des oculomotorischen Systems der visuellen Bewegungswahrnehmung beschreiben, richten sich nach der Theorie der Efferenzkopie (Überblick: HENN et al., 1980).

STOPER (1967) und LAMONTAGNE (1972, 1973) beschrieben ein neues experimentelles Paradigma: Sichtbare visuelle Bewegung *ohne Bewegung* des retinalen Bildes wird erzeugt, wenn sich die Augen über ein *stationäres* periodisches Muster bewegen, welches intermittierend beleuchtet wird (c.f. ebenso ROCK und EBENHOLTZ, 1962; HEYWOOD, 1973; STOPER, 1973; KORN, 1974). Diese Bewegungssillusion induziert einen optokinetischen Nystagmus (OKN), welcher die Scheinbewegung aufrechterhält. Die Scheinbewegung wird Sigma-Bewegung und entsprechend die Augenbewegungen Sigma-Folgebewegungen (= Sigma-PM - sigma pursuit movements) oder Sigma-optokinetischer Nystagmus (= Sigma-OKN) genannt (BEHRENS und GROSSER, 1977, 1978).

Anhang von Abb. 3 sei die Entstehung der Sigma-Bewegung und des Sigma-OKN erläutert. Ein räumlich in einer Dimension periodisches, stationäres Muster wird stroboskopisch belichtet (Blitzfrequenz = $f_s < \text{Blitze} \cdot \text{s}^{-1} >$; Periode = $P_s < \text{grad} >$). Die Versuchsperson sieht zunächst "was da ist", nämlich ein stationäres Muster. Dann induziert die Versuchsperson durch Fixation eines kleinen bewegten Punktes Augenfolgebewegungen. Wenn die Winkelgeschwindigkeit V_e der Blickverschiebung genau $P_s \cdot f_s \text{ grad} \cdot \text{s}^{-1}$ (1) ist, entstehen Blitz für Blitz identische Netzhautbilder. Die afferente (retinale) Bewegungsinformation ist dann also 0. Das ZNS generiert jedoch die Information "Blickbewegung". Diese Information ist in der Efferenzkopie vorhanden, die entsprechend der Abb. unter diesen experimentellen Bedingungen *nicht* durch reafferente Signale kompensiert wird. Genau wie im Nachbildexperiment kommt daher eine Scheinbewegung des periodischen Musters *in* Richtung der Augenfolgebewegung zustande. Dies ist die Sigma-Bewegung. Sobald die Versuchsperson die Sigma-Bewegung

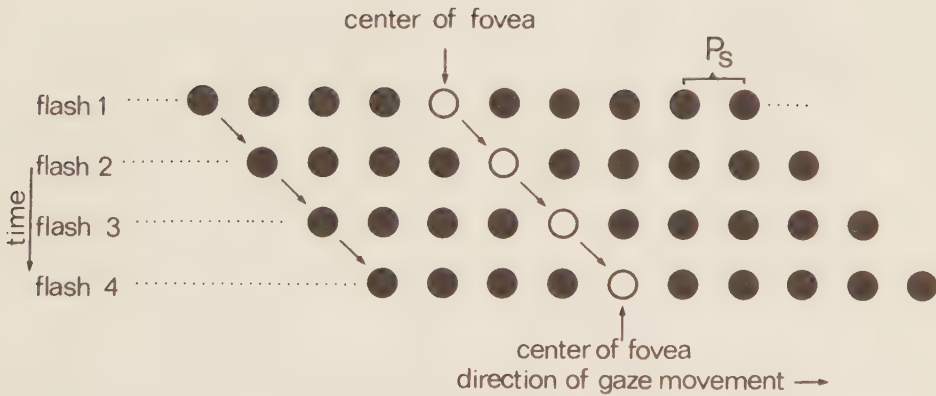


Abb. 3. Wenn über das Muster einer Reihe gleichförmiger Punkte langsame Augenbewegungen in Richtung des Pfeiles ausgeführt werden und die Blitzfrequenz des Stroboskops so eingestellt ist, daß mit jedem Blitz das Blickzentrum den nächsten Punkt erreicht, so erhält es von Blitz zu Blitz identische Informationen, was bedeutet, daß ein stationäres retinales Bild entsteht. Es bleibt im ZNS allein die Information der fortlaufenden Augenbewegung, die dazu führt, daß das ganze Muster sich in Richtung der Augenbewegung fortzubewegen scheint.
(ADLER et al., 1981 a)

sieht, kann der kleine Punkt entfernt werden. Die Sigma-Bewegung selbst ist ihrerseits in der Lage, die Augenbewegungen weiterzuführen, wobei bei einer aufmerksamen Versuchsperson ein optokinetischer Nystagmus entsteht (Sigma-OKN). Der Sigma-OKN bleibt solange erhalten, wie die Versuchsperson aufmerksam der Scheinbewegung folgt.

2. ANATOMISCHE GRUNDLAGEN DER BLICKMOTORIK UND DES OKN

Der periodische Wechsel von langsamen Augenfolgebewegungen und schnellen Rückstellsaccaden beim Fixieren eines gleichmäßig bewegten visuellen Reizmusters wird optokinetischer Nystagmus genannt. Die Winkelgeschwindigkeit der Augenbewegungen hängt dabei von der Geschwindigkeit und der Distanz des Fixationsobjektes ab. Die Richtung des Nystagmus wird nach der Schlagrichtung der raschen Phase (= Saccade) benannt. An diesem Prozeß nimmt sowohl das oculomotorische als auch das visuelle System - welches noch genauer dargestellt werden wird - im Sinne einer Interaktion von efferenten motorischen und der durch diese ausgelösten sensorischen reafferenten Signale teil.

Die Verschränkung motorischer und sensorischer Wahrnehmungskomponenten läßt sich mit OKN oder Sigma-OKN quantitativ messen. Aus tierexperimentellen Daten und Beobachtungen an Patienten mit Hirnläsion können Schlüsse über die mögliche Lokalisation der am optokinetischen Nystagmus beteiligten Hirnregionen gezogen werden. Außer dem afferenten visuellen System und dem oculomotorischen System des Hirnstammes ist eine Beteiligung des Parietallappens am optokinetischen Nystagmus des Menschen wahrscheinlich. Die Winkelgeschwindigkeit der langsamen OKN-Phase ist darüberhinaus stark abhängig von der Aufmerksamkeit. Dies gilt besonders für die in unseren Versuchen verwendeten komplizierten Stereomuster. Es ist bekannt, daß der Ablauf des OKN gestört ist, wenn beim Menschen eine Läsion des Parietallappens vorliegt, ohne daß die Sehrinde oder das afferente visuelle System beeinträchtigt sind.

Um die verschiedenen Aufgaben des oculomotorischen Systems beschreiben zu können, muß es in verschiedene funktionelle Ebenen aufgeteilt werden:

- Die Motoneurone, deren Aktivierung direkt zu Augenbewegungen führt;
- diesen vorgeschaltet der prämotorische Apparat, dessen Läsionen zu Blicklähmungen führen;

- die die Bewegungen modifizierenden Strukturen, wie das Cerebellum und
- afferente Systeme, deren Läsionen zu Ausfällen spezialisierter Bewegungen führen können, wie z.B. ein Verlust von Folgebewegungen bei Läsionen visuell-oculomotorischer Verbindungen oder Nystagmus bei Läsionen der vestibulären Kerne.

Anatomische und physiologische Untersuchungen an Affen, deren Ergebnisse direkt auf den Menschen übertragen werden können, haben gezeigt, daß zu den Motoneuronen direkt vorgeschalteten prämotorischen Strukturen nach HENN et al. (1982) die paramediane pontine Formatio reticularis (PPRF) für die horizontalen Blickbewegungen und Untereinheiten der rostralen mesencephalen Formatio reticularis (MRF) für die vertikalen Blickbewegungen gehören, ferner auch der Nucleus Cajal und der Nucleus interstitialis rostralis des Fasciculus medialis longitudinalis (rostral iMCF). Eine unilaterale PPRF-Läsion führt zu einer horizontalen Blicklähmung zur Seite der Läsion hin. Eine bilaterale Läsion des rostralen Mesencephalon kann zu einer vertikalen Blicklähmung führen. Wenngleich sie anatomisch voneinander getrennt liegen, haben diese beiden prämotorischen Strukturen Querverbindungen untereinander, die eine präzise Koordination ermöglichen. Sie projizieren direkt zu den entsprechenden Untereinheiten der Augenmuskelmotoneurone für horizontale und vertikale Blickbewegungen.

Ein wichtiges Charakteristikum der prämotorischen Kontrolle besteht darin, daß sie stets beide Augen simultan bewegt, was auch für die Symmetrie bei Vergenzbewegungen gilt. HERING (1879) sprach deshalb vom "Doppelauge" als dem verdoppelten Effektororgan der prämotorischen oculären Kontrolle.

2.1 Erregungszuflüsse zu den blickmotorischen Regionen des Hirnstammes

Die blickmotorischen Regionen der mesencephalen pontinen Formatio reticularis sind Integrationszentren für zahlreiche Erregungszuflüsse, die alle einen Einfluß auf die Augenbewegungen haben. Der größte Teil der Erregungszuflüsse für konjugierte Blickbewegungen kommt von vestibulären und visuellen Systemen. Es bestehen direkte Projektionen von den Vestibulariskernen zu allen Untergruppen oculomotorischer Neurone, von denen die meisten im Fasciculus longitudinalis medialis (MLF) verlaufen. Deshalb kann eine tonische Augen-Abweichung durch vestibuläre Reizung, z.B. passive Kopfdrehung,

selbst dann induziert werden, wenn Läsionen der PPRF oder der rostralen mesencephalen *Formatio reticularis* bestehen, die zu Blicklähmungen führen. Normaler Nystagmus jedoch ist abhängig von der Intaktheit beider prämotorischer Strukturen und der vestibulären Kerne, da die schnellen Nystagmusphasen in der PPRF und MRF generiert werden.

Durch die von den *Colliculi superiores* kommenden Signale werden vor allem die reflektorischen Blickbewegungen gesteuert, die durch plötzlich neu in der Gesichtsfeldperipherie auftretende Objekte ausgelöst werden.

Das frontale Augenfeld der prämotorischen Hirnrinde (Area 8) beeinflusst über im einzelnen noch unbekannte Verbindungen das blickmotorische System des Hirnstammes.

Teile des Cerebellums sind eng mit verschiedenen oculomotorischen Funktionen verknüpft, wie z.B. langsamen Augenfolgebewegungen, visuell hervorgerufenen Saccaden und der Interaktion von optokinetischem und vestibulärem Nystagmus bei Kopfbewegungen. Durch indirekte Verbindungen über die Kleinhirnerne und den Vestibulariskern beeinflussen die Purkinje-Zelle des Flocculus im Kleinhirn die Blickmotorik; der Flocculus ist ein bedeutendes Verbindungsstück für visuell übertragende Bewegungen, wie foveale Folgebewegungen, optokinetischer Nystagmus von hoher Geschwindigkeit und die visuelle Unterdrückung von vestibulärem Nystagmus. Bei Läsionen des Kleinhirns geht keine dieser Funktionen vollständig verloren, aber ihre Präzision oder Geschwindigkeit ist stark gestört, z.B. sind die gleitenden Folgebewegungen und die Fixationsperioden gestört, jedoch kann auch die Metrik der Saccaden beeinträchtigt sein, die Saccaden werden weniger genau. Das Kleinhirn erhält visuelle Information hauptsächlich über den Kern des optischen Traktes und die *Colliculi superiores* und verrechnet diese mit vestibulären und propriozeptiven Signalen.

Die visuellen Hirnrindengebiete (vor allem Area 18 und 19 des visuellen Cortex) greifen vorwiegend über die Verbindungen mit den *Colliculi superiores* und die prätectale Region des Hirnstammes in die Steuerung der Augenbewegungen ein. Die willkürlichen Augenbewegungen bei der Verfolgung unregelmäßig sich bewegender Objekte werden vor allem über diese corticofugalen neuronalen Verbindungen gesteuert. Beim Menschen ist die ungestörte Funktion der visuellen Hirnrinde Voraussetzung für einen normalen optokinetischen Nystag-

mus. Ein weiterer Einfluß der visuellen Hirnrindenfelder auf den optokinetischen Nystagmus ist über Verbindungen der Area 17 und 18 zum Nucleus des optischen Trakts zu vermuten, der seinerseits eine direkte retinale Affferenz erhält und direkte oder indirekte Verbindungen mit den Vestibulariskernen des Hirnstammes hat.

Die Blickbewegungen sind außer von den visuellen Reizen auch ganz erheblich vom inneren Zustand, der Aufmerksamkeit und dem Interesse abhängig. Diese Faktoren werden durch die parietale Großhirnrinde gesteuert (besonders Neurone der Area 7). In dieser Hirnrindenregion gibt es Nervenzellen, die 50-200 ms vor den Saccaden und während langsamer Augenfolgebewegungen aktiviert sind.

2.2 Das visuelle System

Die Wahrnehmung von Bewegung erfolgt mit Hilfe "bewegungsspezifischer" Neuronensysteme im visuellen Cortex. Für die visuell wahrnehmbare Bewegung eines Objektes gegen einen unbewegten Hintergrund gibt es eine obere und eine untere Schwelle, die von der Größe des bewegten Objektes und den Beleuchtungsbedingungen sowie der Struktur des Hintergrundes abhängen. Die untere Schwelle der fovealen Bewegungsempfindlichkeit beträgt beim photopischen Sehen 0.2 bis 0.8 Winkelminuten pro Sekunde. Bis zu einer Winkelgeschwindigkeit von 300-400° pro Sekunde wird außer der Bewegung auch die Bewegungsrichtung wahrgenommen.

2.3 Die zentrale Sehbahn

Anatomie: Die visuelle Information - beim Reafferenzprinzip also die sensorische Reafferenz - wird über die Axone der Ganglienzellen der Retina, die zusammen den Nervus opticus bilden, zum Cortex übertragen. An der Schädelbasis vereinigen sich die Sehnerven zum Chiasma opticum, wo die aus der nasalen Retinahälfte stammenden Opticusfasern zur Gegenseite kreuzen. Die Opticusfasern der temporalen Retinahälfte bilden mit den gekreuzten nasalen Axonen des anderen Nervus opticus den Tractus opticus, welcher zum Corpus geniculatum laterale (einem Teil des Thalamus) zieht, zu den Colliculi superiores und der prätektalen Region des Mittelhirns. Die Axone der Zellen des Corpus geniculatum verlaufen über die Radiatio optica hauptsächlich zum primären visuellen Cortex, welcher sich an den Seiten der Fissura calcarina

befindet (= Area 17, Area striata der occipitalen Großhirnrinde). Von dort laufen weitere Verbindungen zur Area 18 (= sekundärer) und zur Area 19 (= tertiärer visueller Cortex) sowie zu den Colliculi superiores. Die Axone und die verschiedenen Nervenzellschichten der zentralen Sehbahn weisen eine topologische, nichtlineare Organisation auf (viel größere Repräsentation der Fovea im visuellen Cortex im Vergleich zur Netzhautperipherie).

Die Nervenzellen des visuellen Cortex sind in 6-8 Schichten parallel und in Säulen senkrecht zur Hirnoberfläche angeordnet (HUBEL und WIESEL, 1972, 1974). Die receptiven Felder aller Nervenzellen in einer etwa 200-300 µm dicken Säule befinden sich im gleichen Bereich des Gesichtsfeldes, können jedoch eine unterschiedliche Ausdehnung haben. Die Neurone des visuellen Cortex haben in der Regel in jeder Retina ein receptives Feld. Ihr Entladungsmuster ist das Resultat einer binocularen "Verrechnung" und Grundlage für die binoculare Fusion und das binoculare Tiefensehen. Die Nervenzellen der Area 17 haben "einfache" oder komplexe receptive Felder. In Area 18 und Area 19 gibt es überwiegend Neurone mit komplexen und darüber hinaus mit hyperkomplexen receptiven Feldern, welche besonders auf bewegte Reizmuster reagieren (Abb. 4).

2.4 Stereosehen

Räumliches Sehen ist auch monocular möglich, hierbei wirken Größenunterschiede bekannter Objekte, Überdeckungen, perspektivische Verkürzungen und parallaktische Verschiebungen bei Kopfbewegungen mit. Räumliche Wahrnehmung bei Entfernungen über 6-8 m beruht vor allem auf diesen Mechanismen.

Ein besonderer räumlicher Tiefeindruck kommt beim normalen Binocularsehen zustande. Er bestimmt die Raumwahrnehmung im Greifraum und im Nahwirkraum (GRÜSSER, 1982). Mehrere anatomische und physiologische Faktoren sind dafür verantwortlich:

Aufgrund der Lage der Augen der im Kopf wird die Umwelt auf beiden Retinae aus geometrisch-optischen Gründen unterschiedlich abgebildet. Mit zunehmender Distanz der Objekte verliert sich diese binoculare Differenz, und die Tiefenwahrnehmung durch Stereosehen nimmt ab.

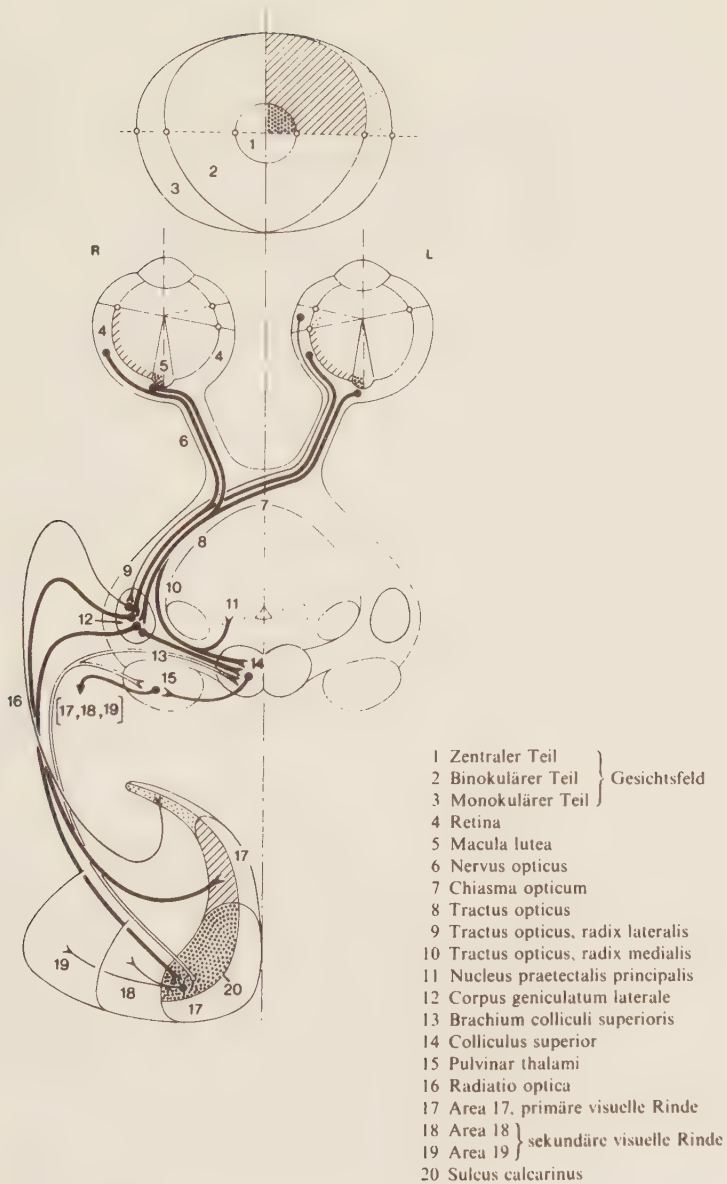


Abb. 4. Die zentrale Sehbahn. Neuronale Verbindungen innerhalb der retino-geniculo-corticalen Projektion.
 (Nach NIEUWENHUYTS et al., 1980)

Jedem Ort der Netzhaut wird bei visueller Reizung ein bestimmtes Reizobjekt zugeordnet. Die Orte der Retinae beider Augen, denen dieselben Reizobjekte zugeordnet werden können, werden als korrespondierende oder "identische" Netzhautstellen bezeichnet. Die Lage der korrespondierenden Netzhautstellen läßt sich durch Konstruktion einer cyklopischen Retina bestimmen, bei der die Retinae des rechten und des linken Auges so aufeinander zu liegen kommen, daß die Foveae centrales sich decken und die Koordinaten jeder Retina der Ausgangsstellung der Augen im Kopf entsprechen, d.h. beim Blick nach geradeaus. Die Objekte der Umwelt werden nur dann auf korrespondierenden Netzhautstellen abgebildet, wenn sie auf dem Horopter liegen; dieser ist eine imaginäre gekrümmte Fläche aller Punkte, deren Bilder auf korrespondierende Receptorstellen fallen und ist durch die Knotenpunkte des optischen Systems beider Augen und den jeweiligen Fixationspunkt bestimmt.

Die *Fusion* ist das Vermögen, die Netzhautbilder beider Augen zu einem zu verschmelzen. Durch von einem "Fusionszentrum" gesteuerte motorische Impulse werden beide Augen stets so gesteuert, daß es zu binocularer Korrespondenz auf beiden Retinae kommt. Alle nicht auf dem Horopter liegenden Punkte müßten zur Wahrnehmung von Doppelbildern führen, da ihre Bilder nicht auf korrespondierende Netzhautstellen fallen. Das wird verhindert zum einen durch die geringe Sehschärfe der Netzhautperipherie, zum anderen durch den "binocularen Wettstreit", einen Hemmungsmechanismus im zentralen visuellen System.

Stereopsis: Aufgrund der geometrisch-optischen Abbildungsgesetze kommt es bei normaler Kopfstellung immer zu einer horizontalen Differenz zwischen den Abbildungen dreidimensionaler Objekte der Umwelt auf beiden Retinae (Querdissparation), weil die Objekte in endlicher Entfernung sind. Durch Fusion von Bildern querdissparater Netzhautstellen entsteht ein räumlicher Seheindruck. Beim Überschreiten eines bestimmten Toleranzbereiches für die Querdissparation kommt es jedoch zur Ausbildung von Doppelbildern. Stereopsis ist der höchste Grad des Binocularsehens.

3. FRAGESTELLUNG DER ARBEIT

In den Experimenten bis zum Beginn der hier vorgelegten Untersuchung wurde der Sigma-OKN mit Reizmustern gemessen, deren Periodizität im monocular sichtbaren Muster vorgegeben war. Probleme des stereoskopischen Sehens wurden in diesen früheren Untersuchungen nicht berücksichtigt. Dies war Aufgabe der vorliegenden Arbeit, die folgende Fragestellung zu beantworten hatte:

A) Monoculare und binoculare Auslösung des Sigma-OKN:

die Abhängigkeit von V_e und f_s soll für die drei Reizsituationen

- a) Betrachten des Musters mit beiden Augen,
- b) Betrachten des Musters nur mit dem linken Auge,
- c) Betrachten des Musters nur mit dem rechten Auge

untersucht werden, und zwar sowohl für vertikale als auch für horizontale Streifenmuster. Es muß in dieser Versuchsreihe sowohl ein horizontales als auch ein vertikales EOG gemessen werden.

B) Binoculare Summation bei unterschiedlicher Leuchtdichte der Reizmuster:

Es ist bekannt, daß die Latenzzeit retinaler Ganglienzellen mit der mittleren Leuchtdichte eines Reizes (bei konstantem Kontrast) zunimmt. Dieser Effekt ist mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit auch beim Menschen vorhanden und wird im PULFRICH-Effekt (1922) für das Binocular-sehen ausgenützt.

C) Lassen sich eine Sigma-Bewegung und ein Sigma-OKN auch auslösen, wenn die Periodizität des Reizmusters Stereokomponenten enthält?

Nach den quantitativen Messungen an Sigma-Phänomenen mit periodischen retinalen Mustern (BEHRENS und GROSSER, 1977, 1979) war ein logischer Schritt in der weiteren Erforschung die Anwendung von periodischen Mustern, die weder im retinalen Reiz enthalten sind noch auf der Retina, sondern erst im Hirn generiert werden.

Vier Reizmuster-Typen werden angewandt:

- a) Periodische vertikale Streifenmuster, bei denen die Positionen und/oder die Orientierung der Stimuli für das linke und das rechte Auge different sind (horizontale Disparität). Diese Reize rufen eine stereoskopische Tiefenwahrnehmung bei Versuchspersonen mit normalem Stereosehen hervor.
- b) Reizmuster mit einer (illusionären) monocularen Tiefenwahrnehmung (Zentralperspektive vom Brunelleschi-Typ).

- c) Ein Stereomuster aus 16 oder 24 vertikalen Stereostreifen (nach JULESZ und PAYNE, 1968): Dies ist ein vertikales Stereostreifenmuster, bei dem jedes einzelne Auge nur Zufallspunkte sieht, von Versuchspersonen mit ungestörtem Binocularsehen jedoch ein periodisches Muster aus 16 oder 24 Streifen wahrgenommen wird. Diese Periodizität wird in der Großhirnrinde in einem Neuronensystem oberhalb der binocularen Fusion erzeugt.
- d) Ist die Sigma-Bewegung von der zeitlichen Beziehung der dichoptischen Reize abhängig? Zu diesem Zweck wird die Abhängigkeit von V_e von f_s gemessen
- (1) bei synchroner Reizung des linken und des rechten Auges,
 - (2) bei alternierender Reizung des linken und des rechten Auges,
 - (3) bei verzögerter Belichtung des linken und des rechten Auges,
 - (4) bei aperiodischer, verrauschter Blitzfrequenz für das linke und das rechte Auge bei gleicher mittlerer Rate,
 - (5) bei Phasenverschiebung der Blitzfrequenz für das linke und das rechte Auge.
- D) Sigma-Bewegung dreidimensionaler Objekte.
- Aus den während des Experimentierens gefundenen Daten ließ sich der Schluß ziehen, daß sich Sigma-Bewegung und entsprechend Blickfolgebewegungen auch durch dreidimensionale, räumliche periodische Muster auslösen lassen. Versuche zur Überprüfung dieser theoretischen Feststellung wurden mit zwei verschiedenen Reizmustern durchgeführt.
- E) Schließlich wurde untersucht, ob Sigma-Effekte auch ohne Periodizität im Reizmuster vorhanden sind.
- Während der Versuche mit "random dot"-Stereogrammen wurden Kontrollexperimente durchgeführt, bei denen stroboskopisch beleuchtete "random dot-Muster" *ohne* jegliche räumliche Struktur größer als die Punktgröße eines einzelnen Punktes mit einem oder beiden Augen betrachtet wurden. Dabei schien sich die Struktur des Musters *in* Richtung der Augenbewegung zu bewegen. Zusätzlich zu dieser Sigma-Bewegung erschienen Streifen auf dem "random dot"-Muster, welche senkrecht zur Richtung der Augenfolgebewegungen orientiert waren. Die Periode P_α dieser sich bewegenden Alpha-Streifen war abhängig von der Augengeschwindigkeit V_e und der Blitzfrequenz f_s .

- F) In weiteren Kontrollexperimenten wurden Augenfolgebewegungen über
- das endoptische Bild der Fovea centralis,
 - dynamisches visuelles Rauschen (Bildschirm) ausgeführt.
- G) Das während des Experimentierens entdeckte neue Phänomen der Alpha-Streifen wurde in einer getrennten Versuchsserie näher analysiert: Wenn der Blick einen stationären Punkt fixiert und ein stroboskopisch beleuchtetes zweidimensionales random dot-Muster mit konstanter Geschwindigkeit durch das Gesichtsfeld bewegt wird, erscheinen die Alpha-Streifen stationär und sind ebenfalls senkrecht zur Bewegungsrichtung orientiert. Die räumliche Periodizität P_{α}^* ist abhängig von f_s und V_s .

4. METHODE

Die Experimente wurden an acht Versuchspersonen im Alter zwischen 20 und 49 Jahren durchgeführt. Alle Versuchspersonen hatten normales Stereosehen, welches mit den "random dot"-Stereofiguren aus dem Buch von JULESZ (1971) getestet worden war. Alle Versuchspersonen waren vertraut mit den einfachen Sigma-Phänomenen, die hervorgerufen werden, wenn periodische Streifen- oder Punktmuster stroboskopisch beleuchtet werden und dabei Folgebewegungen über das Muster induziert werden (c.f. BEHRENS und GRÜSSER, 1979).

4.1 Aufzeichnungen

In allen Experimenten wurde ein horizontales DC-Elektrooculogramm (EOG) mittels konventioneller Ag/AgCl-Elektroden, die am temporalen Canthus der rechten und linken Orbita placiert waren, aufgezeichnet (EOG; JUNG, 1953; MACKENSEN, 1954). In einigen Experimenten wurde auch ein vertikales EOG aufgezeichnet, wobei die Elektroden am oberen und unteren Rand der rechten Orbita befestigt wurden.

Die bioelektrischen Signale wurden verstärkt mittels DC-Verstärkern, welche durch Optokoppler-Verstärker und über einen low-pass-Filter mit einem Oscilloskop verbunden waren. Der Frequenzbereich der Verstärker wurde zwischen 0 und 100 Hz oder 0 und 30 Hz eingestellt. Die EOGs, die Blitzsignale, die durch eine Photozelle auf dem Monitor sichtbar gemacht wurden, die Signale, die den Fixationspunkt über das Reizmuster bewegten und die momentane Blitzfrequenz wurden mittels eines konventionellen Papier-Oscillographen (0-300 Hz)(Siemens Mingograph oder modifizierter Siemens Cardirex) aufgezeichnet.

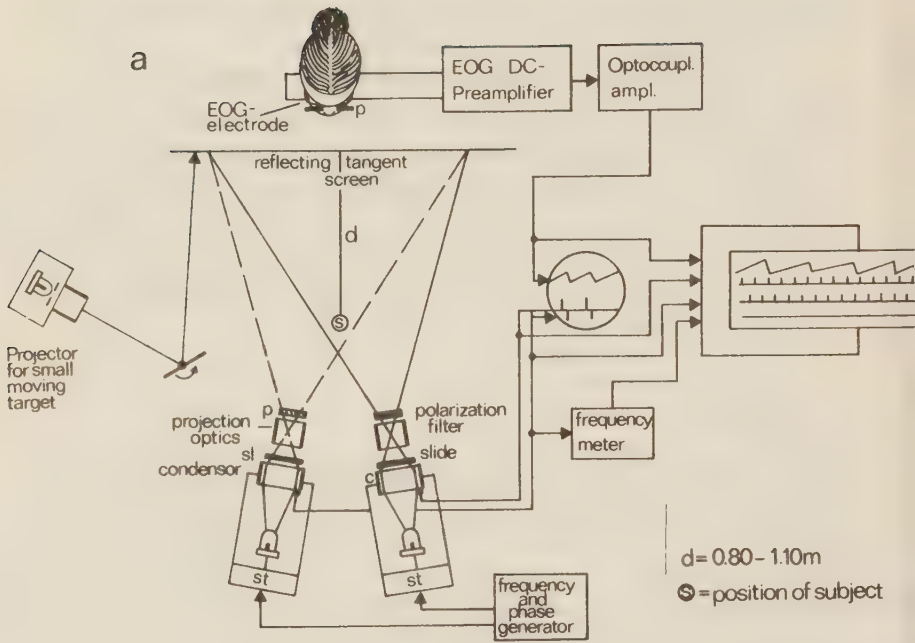


Abb. 5. Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus mit zwei Stroboskopen.
Einzelheiten s. Text.
(ADLER und GROSSER, 1982)

Die subjektiven Eindrücke der Versuchspersonen wurden notiert. Zusätzlich waren zwei Signalsysteme verfügbar, das eine unter der Kontrolle der Versuchsperson, das andere unter der des Versuchsleiters (Abb. 5).

4.2 Reizmuster

Die Versuchspersonen saßen auf einem weitgehend bequemen Stuhl, ungefähr 80-135 cm von der weißen, reflektierenden Leinwand, auf die die Reizmuster projiziert wurden, entfernt. In den meisten Experimenten war der Kopf der Versuchsperson mittels einer Kinnstütze und einer Kopf-Stirn-Spange fixiert. Für die Experimente mit Stereomustern trugen die Versuchspersonen Brillen, in die anstelle der Korrekturgläser Polarisationsfilter in gekreuzter Polarisationsrichtung für das linke und das rechte Auge eingesetzt waren.

Zwei Projektionssysteme wurden verwendet. In der ersten Versuchsserie wurden ein Stroboskop und ein strahlenbrechendes Prisma benutzt (Abb. 6). In der zweiten Versuchsserie wurden zwei unabhängig voneinander getriggerte Stroboskope benutzt (Abb. 5). Die Blitze der beiden Stroboskope hatten eine Halblitzdauer von 56 μ s. Die Blitzfrequenz konnte zwischen 0,1 und 80,0 Blitzen pro Sekunde variiert werden. Die durchschnittliche Reiz-Leuchtdichte war im mesopischen oder unteren photopischen Niveau. Bei 20 Blitzen/s war die höchste zeitgemittelte Leuchtdichte des gesamten "random dot"-Reizmusters ungefähr 0,25 cd/m^2 für die weißen Anteile des Musters. Der Kontrast der schwarzen und weißen Anteile des Musters war ungefähr 0,7. Die Hintergrundleuchtdichte außerhalb der beleuchteten Leinwand (27 x 86 cm oder 22 x 73 cm beim Muster nach ATTNEAVE, 1954) lag im oberen skotopischen Bereich bei ungefähr 0.008 cd/m^2 . Die Blitzfrequenz war innerhalb des untersuchten Frequenzbereiches konstant.

Verschiedene Typen von Reizmustern wurden auf die Leinwand projiziert:

- a) Periodische vertikale schwarze und weiße Streifen, die mit einem oder mit beiden Augen betrachtet wurden (Abb. 7). Einige dieser periodischen Reizmuster enthielten zusätzliche Fluchtlinien, die eine monoculare Tiefenwahrnehmung vorstellen sollten gemäß der traditionellen linearen Zentralperspektive (BRUNELLESCHI, DÜRER, Leonardo da VINCI)(Abb. 8).
- b) Periodische Muster mit für beide Augen differenter Stellung oder Ausrichtung, jedoch mit identischer oder ähnlicher räumlicher Periodizität (Abb. 9).

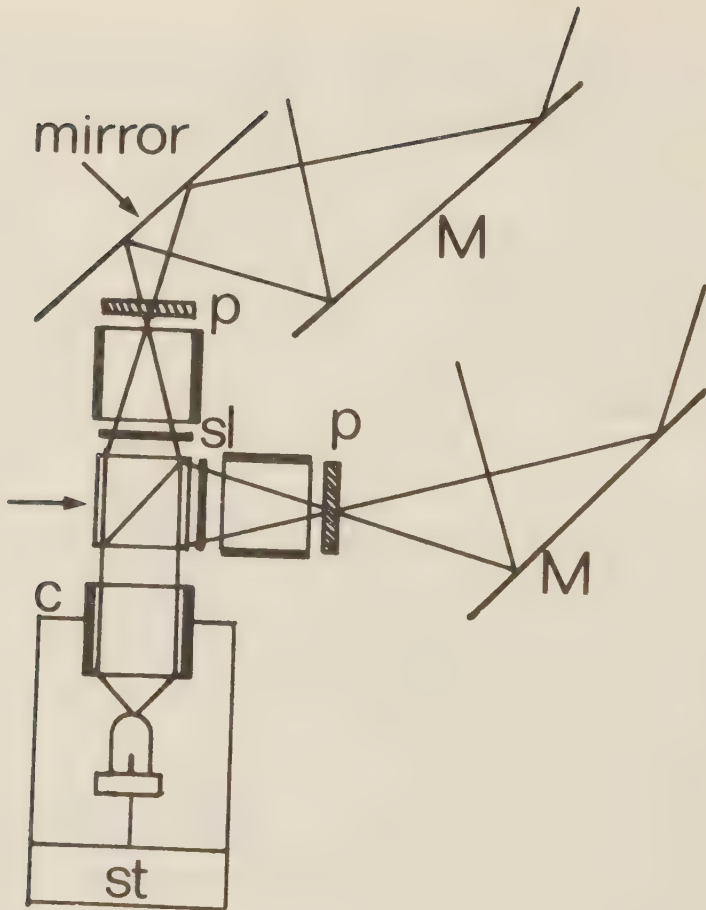


Abb. 6. Versuchsaufbau zur Musterprojektion mit nur einem Stroboskop (st) und einem strahlenbrechenden Prisma (+), dem die Reize (sl) für das rechte und das linke Auge vorgesetzt sind. Polarisationsfolien (p) sind in die Strahlengänge eingefügt, von denen der eine mittels eines Spiegels (mirror) auf der Leinwand (M) abgebildet wird.

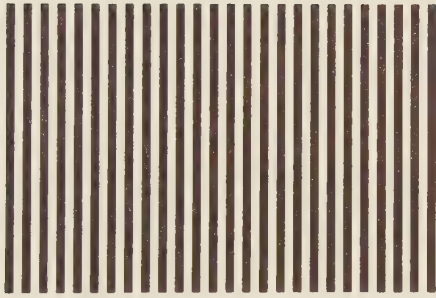


Abb. 7. Reizmuster: vertikale identische schwarze und weiße Streifen.

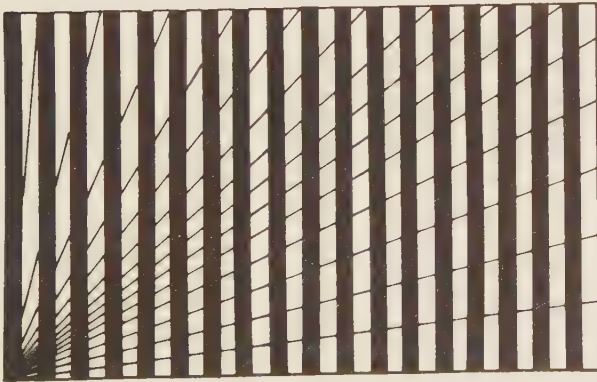


Abb. 8. Reizmuster: Streifenmuster mit Fluchtlinien zur Erzeugung einer monocularen Tiefenwahrnehmung (Zentralperspektive nach BRUNELLESCHI, DÜRER).

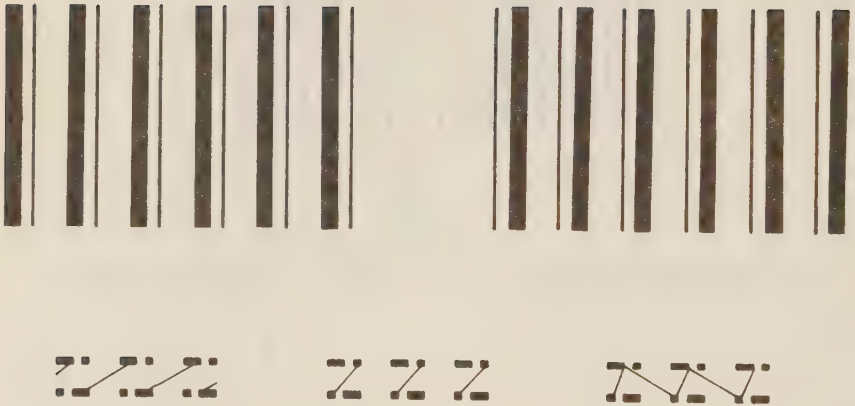


Abb. 9. Reizmuster: Identische räumliche Periodizität für beide Augen, jedoch differente Ausrichtung der binocular sichtbaren Bilder. Drei verschiedene Modi einer Stereowahrnehmung (s. auch Abb. 15).

Diese Muster wurden gewählt, um stereoskopische Tiefen- und Raumeindrücke hervorzurufen. Sie konnten entweder unzweideutig und während der Augenbewegungen stets gleichbleibend sein oder aber auch während der Augenfolgebewegungen von einem stereoskopischen Modus in einen anderen springen.

- c) *Stereostreifen*, bei denen die räumliche Periodizität nur unter binokularen Beobachtungsverhältnissen und nur für Versuchspersonen mit normalem Stereosehen sichtbar waren. Um solche Muster herzustellen, fotografierten wir ein Doppelmuster aus zweidimensionalen "random dots", das bei binocularer Betrachtung vertikale Stereostreifen erkennen läßt (Abb. 2.8-5, S. 41 aus dem Buch von JULESZ, 1971; JULESZ und PAYNE, 1968). Das Muster wurde vergrößert, zwei oder drei identische Muster nebeneinandergesetzt und daraus positive oder negative Diapositive hergestellt. Wenn man diese unter Stereobedingungen betrachtet, erscheinen je nach Zahl der aneinandergereihten Muster 16 oder 24 Stereostreifen (Abb. 10).

Alle Versuchspersonen mit normalem Stereosehen konnten diese vertikalen Stereostreifen sofort sehen, wenn das Stereomuster auf eine Leinwand projiziert wurde und mit einer Blitzfrequenz > 3 Blitze pro Sekunde stroboskopisch beleuchtet wurde. Die Größe der quadratischen "random dots" des JULESZ-PAYNE-Stereostreifenmusters betrug 5% der Streifenperiode P_s und überwiegend $0,06^\circ$ in unseren Experimenten.

In einem Kontrollexperiment wurde ein anderes Stereostreifenmuster benutzt, welches eine feinere Grundstruktur besaß. Dieses Muster wurde freundlicherweise von Dr. Petrig vom Department of Medical Engineering der Universität und eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich zur Verfügung gestellt. Wir erhielten damit dieselben Ergebnisse wie mit dem ursprünglichen Muster von JULESZ. Systematische Untersuchungen an Stereostreifen wurden jedoch nur an dem gröberen Muster durchgeführt.

- d) Zweidimensionale "random dot"-Muster (ATTNEAVE, 1954; ADLER und GRÖSSER, 1979 c,d) wurden jedem Auge unabhängig vom anderen projiziert. Die Zufallspunkt-Muster waren entweder identisch oder links-rechts und oben-unten gegeneinander verkehrt, so daß sie nur identische statistische Eigenschaften besaßen. (Abb. 11).

In den meisten Experimenten war die durchschnittliche Leuchtdichte der Reize ungefähr dieselbe für beide Augen. In einigen Experimenten jedoch wurden neutrale Filter vor ein Auge gesetzt, um unterschiedliche Leuchtdichte-Intensi-

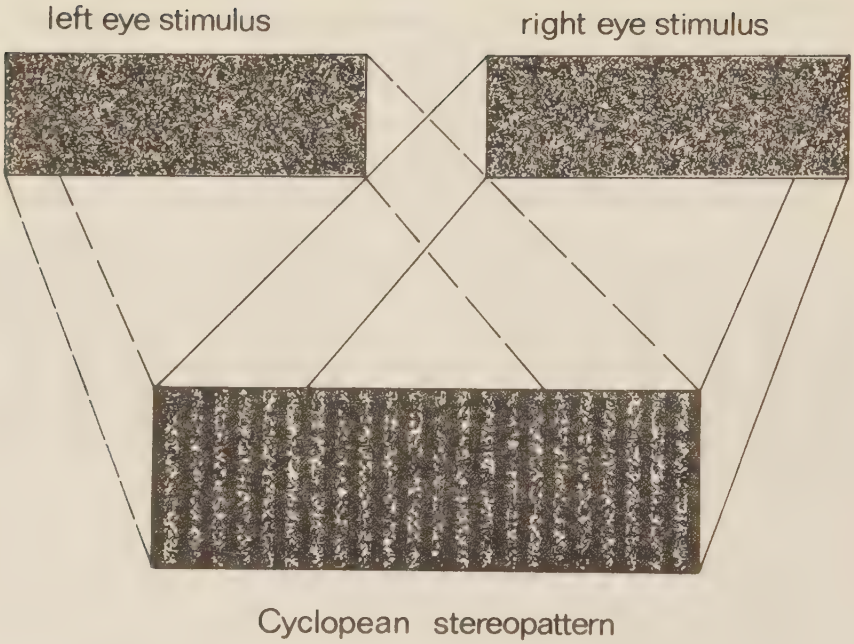


Abb. 10. Schematische Darstellung der random dot-Reizmuster für das rechte und das linke Auge nach JULESZ (1968) und des bei binocularer Fusion der beiden auf der cyclopischen Retina entstehenden Stereo-Streifenmusters. (ADLER und GRÖSSER, 1982).



Abb. 11. "Random dot"-Reizmuster nach F. ATTNEAVE (1954).
(ADLER und GRÖSSER, 1979 c)

täten der Reize für jede Retina zu erzeugen. In einem Experiment wurde die Gültigkeit von Gl. (1) innerhalb eines breiten Leuchtdichtebereichs geprüft mittels neutraler Dichtefilter verschiedener Stärke, die vor eines oder beide Augen gesetzt wurden.

4.3 Zeitliche Verzögerung dichoptischer Reize

Die Blitzfrequenz f_s wurde durch einen Wavetek-Impuls-Generator oder durch Computer-generierte Impulsfolgen, welche auf Tonband aufgenommen wurden, gesteuert. Die Blitze wurden entweder für beide Augen synchron gesteuert oder mit einer variablen zeitlichen Verzögerung Δt für das rechte und das linke Auge abgegeben. Zu diesem Zweck benutzten wir einen in unserem Institut gebauten Frequenz- und Phasengenerator (BERNHARDT), der ein digitales Ablesen der Phasen mit einer Genauigkeit von 1° (1 Blitzintervall = 360°) erlaubte. Die Zeitverzögerung wurde grundsätzlich in Schritten von 30° zwischen 0° - 360° geändert (Abb. 12).

4.4 Auslösung der Augenfolgebewegungen

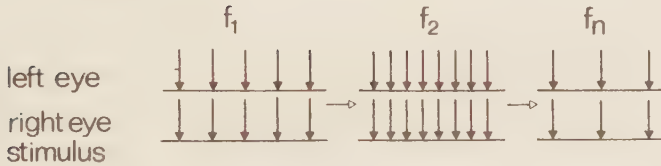
Um die Augenbewegungen über das Reizmuster zu initiieren, wurde ein kleiner Lichtpunkt von $0,35^\circ$ Durchmesser mittels des Spiegels eines Galvanometers auf die Leinwand projiziert. Dieser Lichtpunkt wurde horizontal über das stroboskopisch beleuchtete Reizmuster bewegt. Die Geschwindigkeit des Lichtpunktes wurde durch ein sägezahnförmiges Spannungssignal variabel zwischen 5 und $40 \text{ Grad} \cdot \text{s}^{-1}$ gesteuert. Die Augenfolgebewegungen, die durch Fixieren dieses sich bewegenden Lichtpunktes hervorgerufen wurden, erreichten annähernd die Geschwindigkeit des Leuchtpunktes V_s .

In einer zweiten Serie von Experimenten wurden die Augenbewegungen von den Versuchspersonen initiiert, indem sie entweder ihren eigenen Finger oder einen anderen Zielpunkt verfolgten, der sich einige Zentimeter von dem vertikalen Rand des Musters entfernt bis in das Muster hinein bewegte. Sobald eine Sigma-Bewegung des "random dot"-Musters auftrat, konnte der Folgepunkt/Finger entfernt werden, die Augenfolgebewegungen über das "random dot"-Muster liefen unabhängig von irgendeinem realen sich bewegenden Zielpunkt kontinuierlich weiter.

Sigma experiments with stereostripe pattern

Parameters varied:

(A) frequency f_s



(B) binocular delay Δt (phase angle)

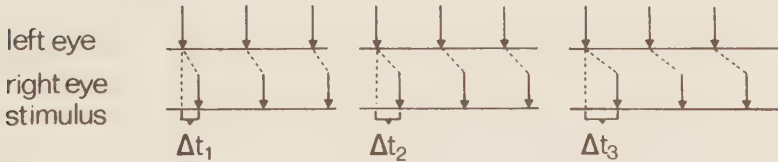


Abb. 12. Schematische Darstellung der zeitlichen Beziehungen der dichoptischen Reize zueinander. Variiert wurde entweder die Blitzfrequenz f_s (A) oder die binokulare Verzögerung Δt der Reize gegeneinander (B).

4.5 Datenanalyse

Die Winkelgeschwindigkeit V_e der Augen während der langsamen Phase des Sigma-OKN oder der Sigma-Folgebewegungen wurde anfänglich mit der Hand auf den EOG-Aufzeichnungen ausgemessen. Später wurde V_e mit einer kleinen elektronischen Vorrichtung ausgemessen, bei der der Anstieg der langsamen Phase des OKN mit einem elektronischen Winkelmesser ausgemessen und dann mit einem entsprechend kalibrierten digitalen Voltmeter abgelesen wurde.

Die Durchschnittsgeschwindigkeit $\bar{V}_e$, ihre Standardabweichung s.d. und die Abweichung vom Mittelwert (error of the mean) wurden aus 15-30 Einzelwerten der Winkelgeschwindigkeit V_e unter einer bestimmten gegebenen Versuchssituation errechnet. Zusätzlich wurden die durchschnittliche Frequenz f_n des Nystagmus (Schläge/s) und die durchschnittliche Amplitude des Nystagmus $\bar{A}_n$ (Grad/s) bestimmt. Das EOG wurde während der Aufzeichnungen wiederholt ge-eicht. Dazu fixierte die Versuchsperson abwechselnd den linken und den rechten Rand des projizierten Musters. Diese wiederholte Eichung war nötig, um die langsamen oscillatorischen Schwankungen des corneo-retinalen DC-Potentials auszugleichen, die selbst dann erscheinen, wenn das durchschnittliche Adaptationsniveau über eine lange Zeit konstant gehalten wird (TAUMER und RHODE, 1977, 1978). Zur Berechnung der quantitativen Daten wurden standardisierte statistische Programme (Mittelwert, Standardabweichung, Korrelationskoeffizient, lineare Regression) benutzt, die am Hewlett-Packard-Tischrechner HP 97 oder Hewlett-Packard Digital Computer HPMX 21 eingesetzt wurden.

5. ERGEBNISSE

5.1 Einfluß der Leuchtdichte auf Sigma-Bewegung und Sigma-OKN

In den Strahlengang des Stroboskops wurden neutrale Graufilter zunehmender Dichte gesetzt und ihr Einfluß auf die Augenbewegungen sowohl bei monocular-em als auch bei binocularem Betrachten des Reizmusters registriert. Dabei konnte kein Einfluß der Leuchtdichte innerhalb des getesteten Bereiches auf die Fähigkeit zur Ausführung der Sigma-Bewegung bzw. die Qualität der Augenbewegungen und der Musterwahrnehmung festgestellt werden (Abb. 13).

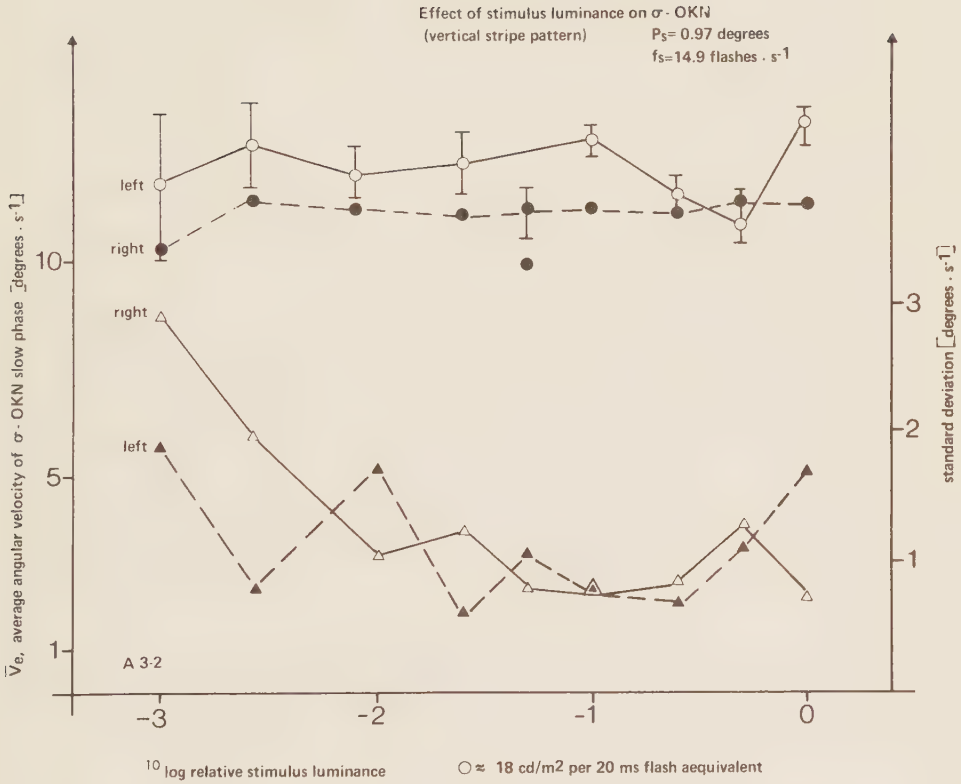


Abb. 13. Einfluß der Leuchtdichte auf die Sigma-Bewegung und den Sigma-OKN (monoculares und binoculares Betrachten der Reizmuster).

5.2 Monoculare Tiefenwahrnehmung während der Sigma-Bewegung

Bei diesen Experimenten wurde ein vertikales Gitter von 1 bis 2° Periode verwendet, in welchem zusätzlich schräge Linien aufgezeichnet waren, die an einem Zielpunkt zusammentrafen und auf diese Weise eine monoculare Tiefenwahrnehmung hervorriefen (Zentralperspektive nach BRUNELLESCHI, DÜRER, Leonardo da VINCI)(Abb. 8).

Die Versuchspersonen benutzten meist ihren eigenen bewegten Finger, um horizontale Augenfolgebewegungen über das vertikale periodische Streifenmuster hervorzurufen. Wenn die Augengeschwindigkeit die dem Produkt aus Streifenperiode und Blitzfrequenz entsprechende Geschwindigkeit erreichte, sah die Versuchsperson das vertikale Gitter sich in Richtung der Augenfolgebewegung fortbewegen (Sigma-Bewegung). Diese scheinbare Bewegungswahrnehmung hielt die Augenbewegungen aufrecht und führte zu einem regelmäßigen optokinetischen Nystagmus, während dessen die scheinbare Bewegungswahrnehmung anhielt. Während dieser Sigma-Bewegung sahen die Versuchspersonen die schrägen Linien in der Ebene der Zentralperspektive laufen und während jeder Saccade in die Ausgangsposition zurückspringen. Dabei konnte ein regulärer optokinetischer Nystagmus aufgezeichnet werden. Die langsame Phase dieser Sigma-OKN-Winkelgeschwindigkeit V_e hing von der Blitzfrequenz f_s und der Streifenperiode P_s wie bei der normalen Sigma-Bewegung ab:

$$V_e = k \cdot P_s \cdot f_s \quad (\text{grad} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (2)$$

Die Konstante k war nahe 1 (Abb. 14).

Aus diesen Befunden kann geschlossen werden, daß die scheinbare monoculare Tiefenwahrnehmung der Zentralperspektive in der Scheinbewegung des vertikalen Gittermusters enthalten ist.

5.3 Sigma-Bewegung von Komponenten des Stereosehens - retinale Disparität des periodischen Musters

Vertikale Streifenmuster derselben räumlichen Periodizität, die mit einer leichten vertikalen Drehung auf jeder Retina gesehen werden, erscheinen bei binocularer Fusion in die dritte Ebene (Z-Achse) geneigt zu sein, entweder zur Versuchsperson hin oder von ihr weg (Abb. 9). Dieser bekannte stereoskopische Effekt konnte auch beobachtet werden, wenn die mit dem linken und

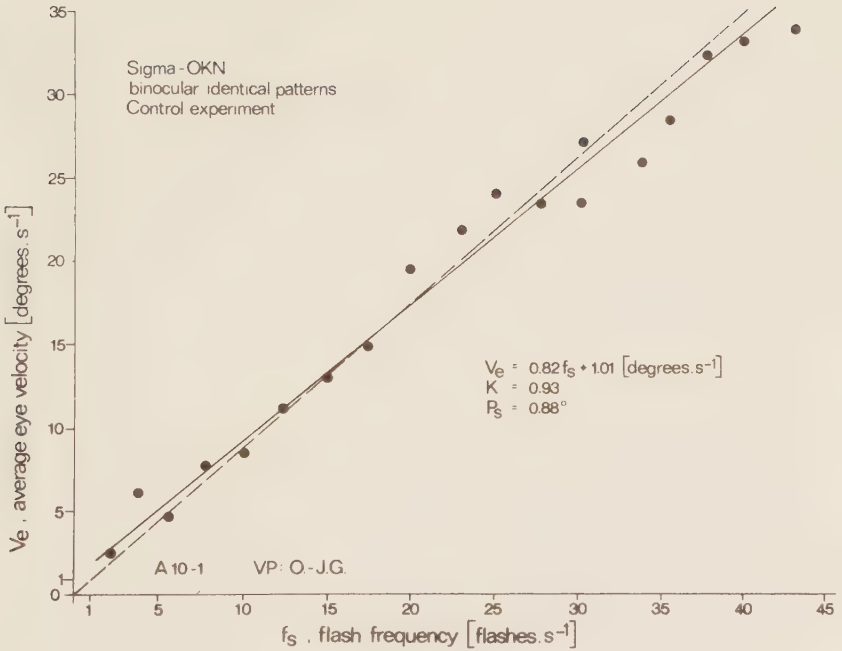


Abb. 14. Verhältnis der Augengeschwindigkeit V_e (langsame Phase eines Sigma-OKN) zur Blitzfrequenz f_s beim Betrachten eines periodischen bin-ocularen, für beide Retinae identischen Reizmusters. Die Konstante k entspricht ≈ 1 .

rechten Auge betrachteten Muster stroboskopisch mit Blitzfrequenzen größer 2 Blitzen pro Sekunde beleuchtet wurden. Wenn Augenfolgebewegungen über das Streifenmuster ausgelöst wurden, schienen sich die Streifen in Richtung der Augenbewegungen zu bewegen. Diese Sigma-Bewegung löste selbständige Sigma-Folgebewegungen und einen Sigma-OKN aus, so daß die Scheinbewegung erhalten blieb. Während des Sigma-OKNs war die durchschnittliche Winkelgeschwindigkeit der Augen V_e von der Blitzfrequenz f_s und der Streifenperiode P_s in fast der gleichen Weise wie bei den "normalen" Sigma-Phänomenen (s. Gl. (1)) abhängig. Die Konstante k war wiederum nahe 1. Der dreidimensionale Eindruck in diesen Experimenten war *unabhängig* von V_s und auch von P_s , solange der Stereoeindruck vorhanden war (Abb. 15).

Eine weitere Versuchsserie beschäftigte sich mit einem Reizmuster, bei welchem mit jedem Auge periodische Streifen gesehen wurden, deren Periodizität in sich aber für das linke und das rechte Auge verschieden war (Abb. 16). Ein Auge sah eine Reihe gleichmäßig voneinander entfernter schwarzer und weißer Streifen der Periode P_s , das andere eine periodische Streifenreihe mit zwei alternierenden Periodenbreiten. Die Summe dieser zwei Periodenbreiten entsprach der doppelten Periodenbreite ($2 P_s$) des anderen Musters. Gemäß der binocularen Differenz wurde dadurch ein Stereoeindruck hervorgerufen. Versuchspersonen mit normalem Binocularesehen nahmen zwei gegeneinander in die Tiefe versetzte räumliche Streifenreihen wahr (Darstellung des Stereoeindrucks Abb. 16 unten).

Wenn horizontale Augenbewegungen mit einer der gefundenen Gleichung (1) entsprechenden Geschwindigkeit, hierbei genannt Modus 1) ausgelöst wurden,

$$\text{Modus 1: } V_e = P_s \cdot f_s \quad (\text{grad} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (1)$$

wurde das Stereomuster *in* Richtung der Augenbewegung bewegt gesehen. Diese horizontale Sigtabewegung war von einer Vor- und Rückbewegung der einzelnen Streifen zwischen der scheinbar vorderen und der scheinbar hinteren Streifenreihe überlagert. Diese zusätzliche Hin- und Herbewegung läßt sich einfach erklären durch die Tatsache, daß die aufeinanderfolgenden relativen Disparitäten der dichoptischen Reize sich von Blitz zu Blitz änderten. Das führte zu dem alternierenden Stereoeindruck. Wenn Augenbewegungen mit der doppelten Winkelgeschwindigkeit, genannt Modus 2, initiiert wurden,

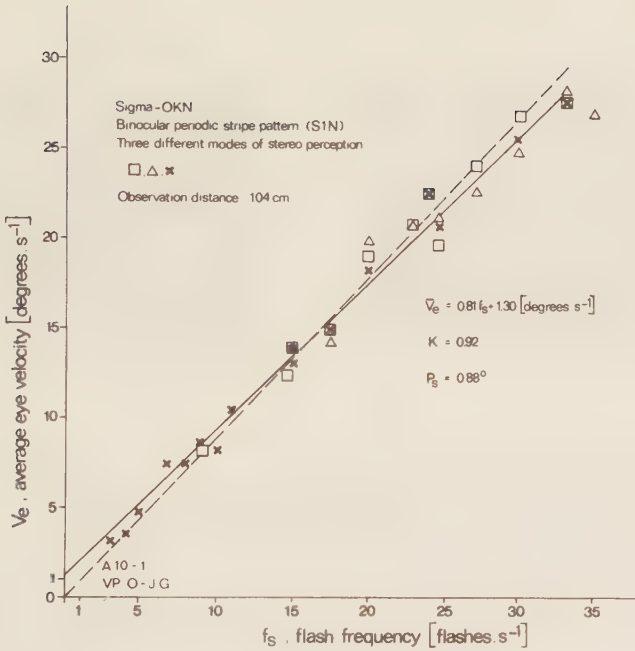


Abb. 15. Sigma-OKN über ein Streifenmuster mit für beide Augen identischer, aber entgegengesetzt ausgerichteter Periodizität. Drei verschiedene Modi einer Stereowahrnehmung (Reizmuster s. Abb. 9).

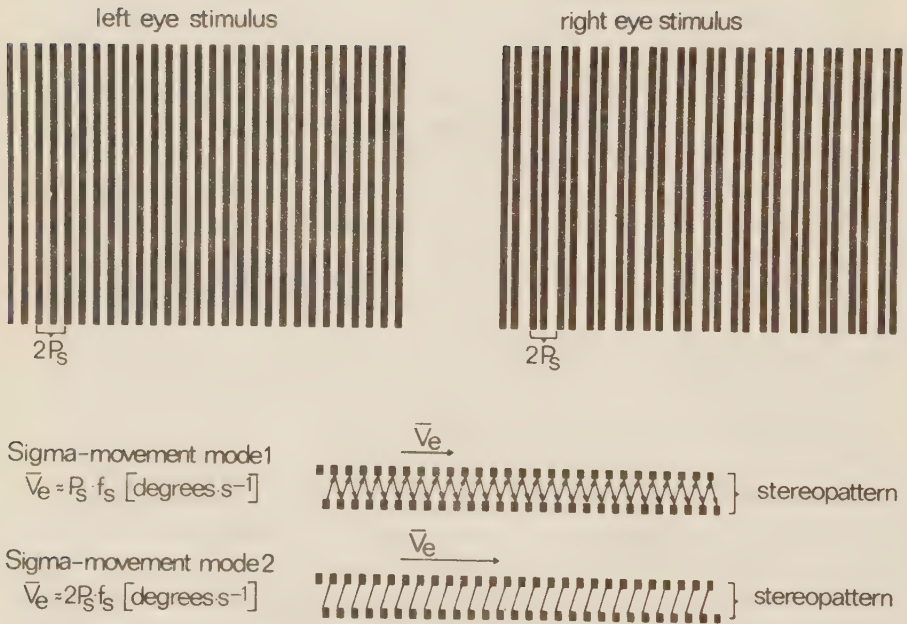


Abb. 16. Reizmuster mit periodischen Streifen einer bestimmten Disparität für das rechte und das linke Auge. Versuchspersonen mit normalem Binocularsehen sehen zwei Gitterzäune, die räumlich in die Tiefe gegeneinander versetzt sind. Im unteren Teil des Bildes ist der Stereoeindruck in der Aufsicht zu sehen. Abhängig von der Geschwindigkeit der initiiierenden Augenbewegungen sind zwei verschiedene Wahrnehmungsmodi möglich. Einzelheiten s. Text.
(ADLER und GRÖSSER, 1982)

$$\text{Modus 2: } \bar{V}_e = 2 \cdot P_s \cdot f_s \quad (\text{grad} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (3)$$

sahen die Versuchspersonen die Streifenreihe beträchtlich schneller als im Modus 1 in Richtung der Folgebewegungen laufen.

Hierbei war keine Vor- und Zurückbewegung zwischen den Streifenreihen sichtbar. Der hierbei wahrgenommene Stereoeindruck war ebenfalls einfach zu erklären, da der Blick sich während eines Blitzintervalls von einem Streifen zum übernächsten bewegte, d.h. identische retinale Muster wurden von Blitz zu Blitz auf jeder Retina hervorgerufen, und die horizontale Verschiebung blieb von Blitz zu Blitz dieselbe und der Stereoeindruck konstant. Beim Ansteigen von f_s stieg auch V_e entsprechend an.

Wie Abb. 19 zeigt, blieb die Beziehung zwischen V_e , P_s und f_s , wie sie in Gl. (1) ausgedrückt ist, über einen beträchtlichen Blitz-Frequenzbereich konstant. Neben synchronen Blitzfolgen wurden auch solche mit alternierender Reizung beider Augen angewandt (Abb. 18). Ob die Augengeschwindigkeit dem Modus 1 ($k = 1$) oder dem Modus 2 ($k = 2$) entsprach, hing von der initiierten Augengeschwindigkeit ab. Auch bei diesem Reizmuster ließ sich mit etwas Übung ein optokinetischer Nystagmus auslösen (Abb. 17).

5.4 Sigma-Effekte, die durch stroboskopisch beleuchtete Stereostreifen entstehen

5.4.1 Sigma-Folgebewegungen

Die Muster, die in dieser Experimentserie benutzt wurden, bestanden aus 16 oder 24 vertikalen Stereostreifen von 1,1 bis 1,3° Periode (abhängig von der Beobachtungsentfernung, s. METHODE).

Wenn langsame Augenbewegungen mittels eines sich gleichmäßig über das Stereomuster bewegenden Lichtpunktes (0,2° Lichtpunkt) hervorgerufen wurden, schien sich das stroboskopisch beleuchtete stationäre Stereomuster (Streifen und Hintergrund) in Richtung der Augenbewegung zu bewegen. Drei verschiedene Bewegungskategorien konnten beobachtet werden:

- a) Wenn bei einer gegebenen Blitzfrequenz f_s die Winkelgeschwindigkeit des Auges V_e beträchtlich kleiner war als die durch Gl. (1) gegebenen Werte, verschwand das Stereomuster während der langsamen Augenfolgebewegungen.

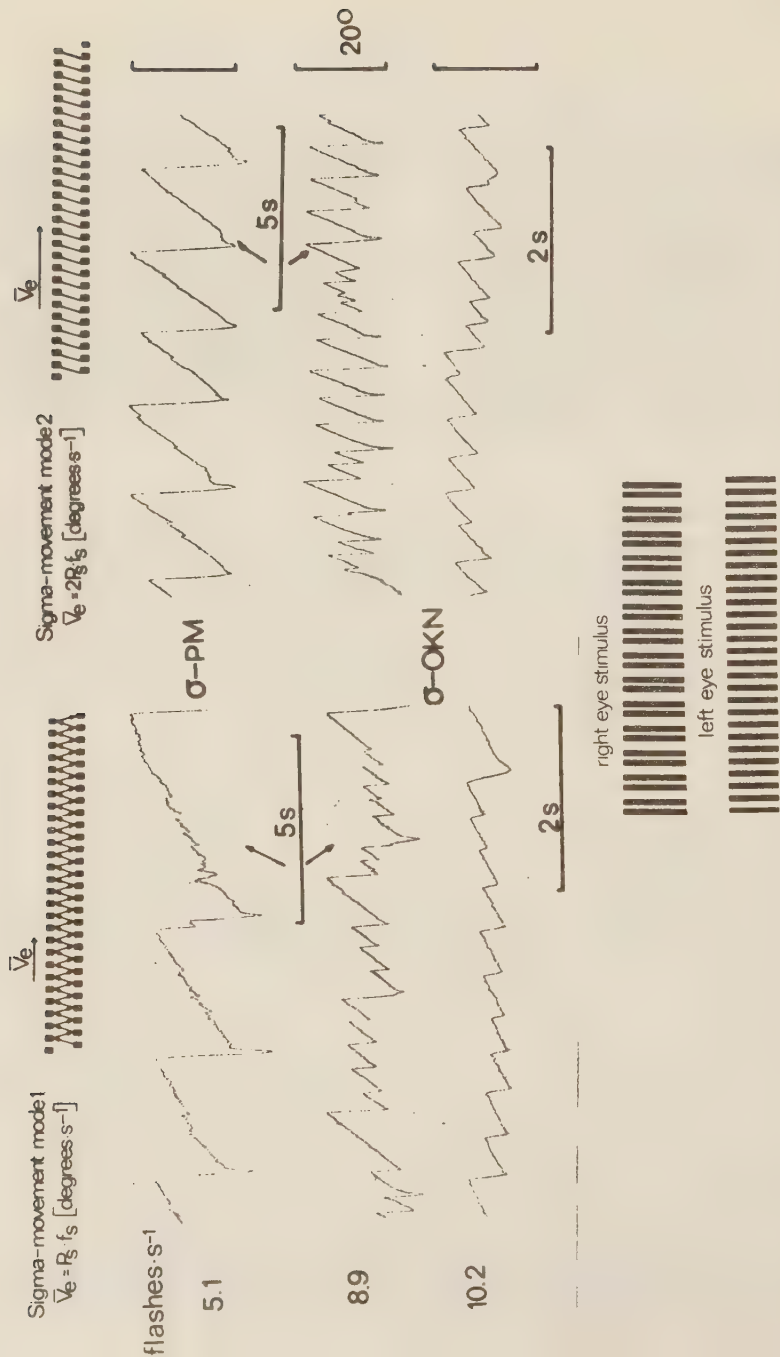


Abb. 17. Beispiel einer horizontalen EOG-Registrierung mit diesem Muster. Sigma-Folgebewegungen (σ -PM) und Sigma-Optokinetischer Nystagmus (σ -OKN) in beiden Modi.

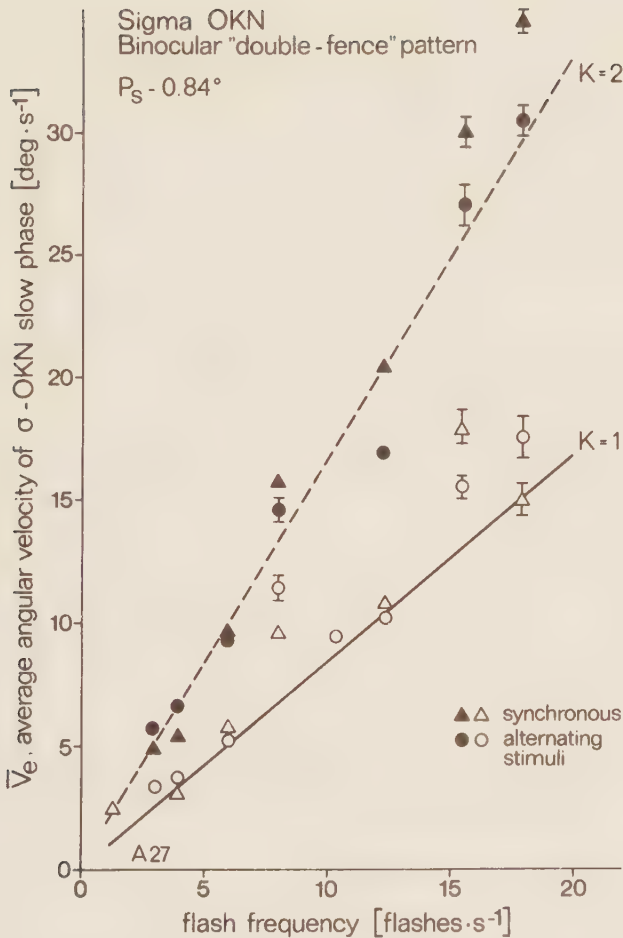


Abb. 18. Abhängigkeit der Augengeschwindigkeit (langsame Phase des Sigma-OKN) von der Blitzfrequenz beim Betrachten des gleichen Musters wie in Abb. 16 in beiden Modi, jeweils bei synchroner ($\blacktriangle, \triangle$) und alternierender ($\bullet, \circ$) Reizung. Die Linien stellen die nach Gl. (1) mit $k = 1$ oder $k = 2$ theoretisch zu erwartenden V_e -Werte dar. Jeder Punkt repräsentiert den Mittelwert aus 20 Messungen.
(ADLER und GROSSER, 1982)

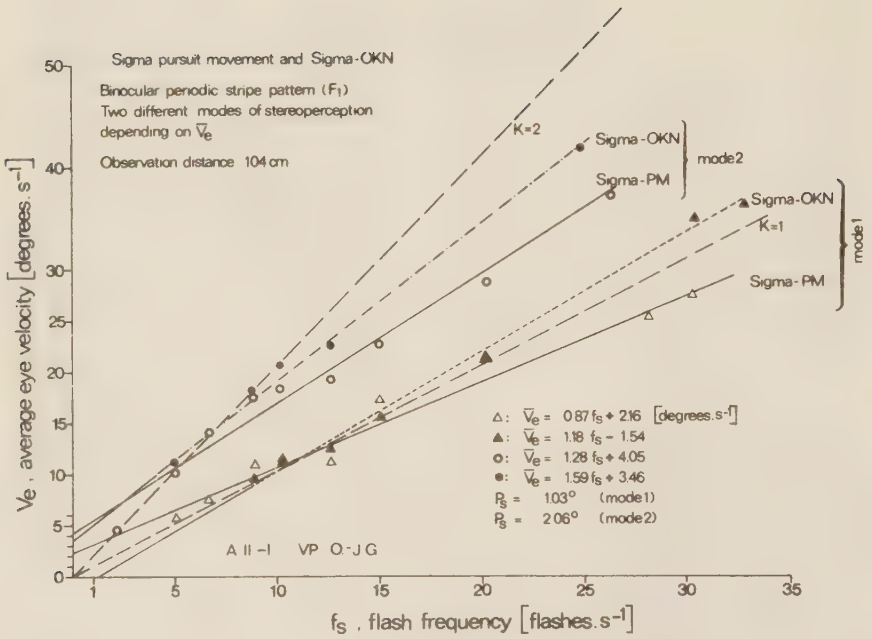


Abb. 19. Quantitative Beziehung zwischen Blitzfrequenz und Augengeschwindigkeit. Für Modus 1 entspricht die Konstante $k = 1$, für Modus 2 liegt k beträchtlich unter dem Wert $k = 2$.

Die Versuchspersonen nahmen ein flickerndes, irreguläres Rauschmuster wahr, das sich zumindest teilweise *in* Richtung der Augenfolgebewegung fortbewegte oder stationär blieb.

- b) Wenn die Augengeschwindigkeit V_e nur geringfügig unter dem durch Gl. (1) gegebenen Wert lag, erschien ein vertikales Stereomuster der Periode P_s . Es schien sich in Richtung der Augenbewegungen fortzubewegen. Dieses Streifenmuster rief jedoch keinen Tiefeneindruck hervor, d.h. es konnte keine stereoskopische Distanz zwischen den vertikalen Streifen und dem Hintergrund ausfindig gemacht werden. Die Grenzen zwischen den Streifen und dem Hintergrund schienen zudem sehr verschwommen zu sein.
- c) Wenn V_e annähernd oder gleich dem durch Gl. (1) gegebenen Wert lag, schien sich das ganze Stereomuster (vertikale Streifen und Hintergrund) sacht in Richtung der Augenbewegung zu bewegen (Sigma-Bewegung). Während dieser Scheinbewegung zeigte die "Oberfläche" der einzelnen Stereostreifen einen sehr unregelmäßigen, flickernden Wechsel, aber die Streifen blieben die ganze Zeit sichtbar und schienen sich so lange gleichförmig zu bewegen, bis das Blickzentrum den linken oder den rechten Rand des projizierten Musters erreichte. Während der Sigma-Bewegung schien sich also die Struktur der Oberfläche des gesamten Musters von Blitz zu Blitz zu ändern. Dieser strukturelle Wechsel war zu erwarten, da die Lokalisation der retinalen Reizmuster (Zufallspunktverteilung) von Blitz zu Blitz wechselte. Um jede monokulare Periodik auszuschließen, hatten Stereostreifen in dem JULESZ-Muster natürlich eine unterschiedliche zufällige Verteilung von schwarzen und weißen Punkten.

In diesen Experimenten lösten die Versuchspersonen die Augenfolgebewegungen durch Fixation einer bewegten Marke außerhalb des Stereomusters aus. Wenn die Geschwindigkeit der Augenfolgebewegung dem Wert $P_s \cdot f_s$ annähernd entsprach und das Blickzentrum das Stereomuster erreichte, schienen sich die Stereostreifen und der Hintergrund in Richtung der Augenbewegung zu bewegen. Daraufhin konnte der sich bewegende Hilfspunkt entfernt werden, die langsamen Augenfolgebewegungen liefen autonom über das Stereomuster weiter. Die scheinbare Sigma-Bewegung führte die Augen horizontal mit einer konstanten Geschwindigkeit über das Stereomuster, bis das Blickzentrum den gegenüberliegenden Rand des Musters erreichte. Während dieser Sigma-Folgebewegung konnte die Versuchsperson wählen, ob sie entweder die sich scheinbar bewegenden

Stereostreifen im Vordergrund oder den sich bewegenden Hintergrund beachtete. Es war für die Versuchsperson jedoch hilfreich, beim Ausführen der Sigma-Folgebewegungen nicht eine präzise Struktur im Hintergrund oder auf der Oberfläche der Stereostreifen zu fixieren. Wegen des oben bereits erwähnten Wechsels in der Struktur der Oberfläche stoppten die Sigma-Folgebewegungen und die Sigma-Bewegungswahrnehmung sofort, wenn die Aufmerksamkeit auf die Struktur der Oberfläche des Reizmusters gerichtet wurde. Die Versuchspersonen mußten lernen, den ständigen Wechsel der scheinbar sich bewegenden Streifenoberfläche zu ignorieren. Wie Abb. 20 und 21 zeigen, entsprach die Abhängigkeit der Augengeschwindigkeit V_e von der Blitzfrequenz f_s während dieser Art von Sigma-Folgebewegungen direkt dem durch Gl. (1) ausgedrückten Gesetz. Im Vergleich zu den quantitativen Daten, die mit monocularen Sigma-Phänomenen erhoben wurden, war die Gültigkeit von Gl. (1) jedoch auf einen beträchtlich schmaleren Bereich für die Blitzfrequenzen oder V_s -Werte beschränkt, wenn Stereostreifen anstelle von monocularen periodischen Streifenmustern verwendet wurden.

5.4.2 Sigma-OKN

Während der Übergang von Sigma-Folgebewegungen zu einem kontinuierlichen Sigma-OKN mit normalen monocularen periodischen Reizmustern für die meisten unserer Versuchspersonen einfach war, bereitete dieser Übergang bei den Stereostreifenmustern größere Schwierigkeiten. Versuchspersonen, die eingehende Erfahrungen mit normalen Sigma-Phänomenen hatten, benötigten mehrere Übungssitzungen, bevor sie in der Lage waren, einen kontinuierlichen Sigma-OKN über das Stereomuster auszuführen. Der hauptsächliche Faktor bzw. das größte Hindernis dieser Trainingsprozedur war, daß die Versuchspersonen lernen mußten, ihre Aufmerksamkeit nicht auf die wechselnde Oberflächenstruktur der scheinbar sich bewegenden Streifen zu richten. Die Versuchspersonen mußten ebenso vermeiden, mit ihrem Fixationspunkt an den äußeren Rand des gesamten projizierten Stereomusters zu gelangen, weil diese Grenze einen recht starken Fixationsreiz bot, der zu einem sofortigen Verschwinden der scheinbaren Bewegungswahrnehmung führte.

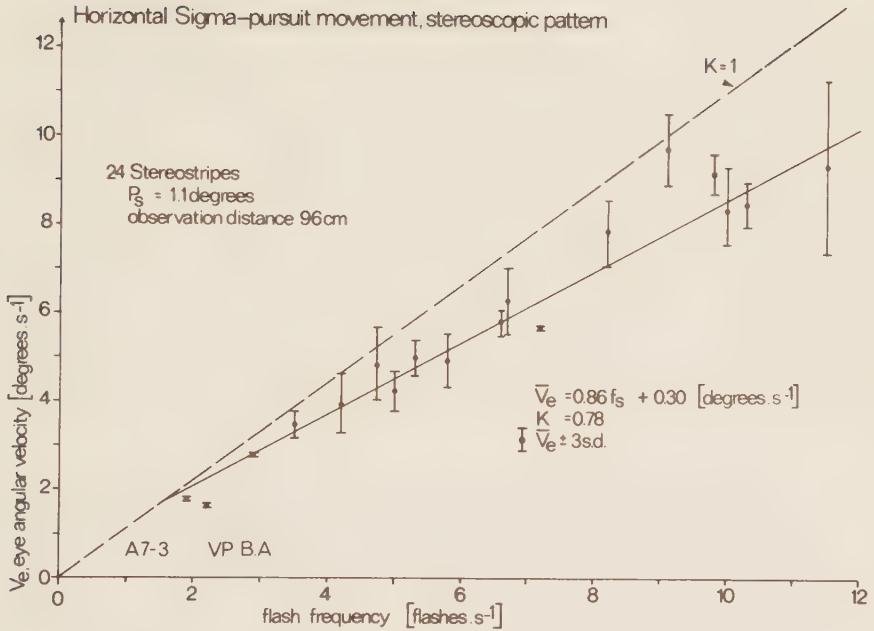


Abb. 20. Mittlere Augengeschwindigkeit V_e als Funktion der Blitzfrequenz. Augenfolgebewegungen über ein Stereostreifenmuster aus 24 Stereostreifen nach JULESZ. Bei einem Teil der Versuchspersonen ist k signifikant kleiner als 1. Diese Abweichung ist wahrscheinlich zurückzuführen auf wenig Übung mit einem solchen Versuch, da mit steigendem "Training" $k \approx 1$.

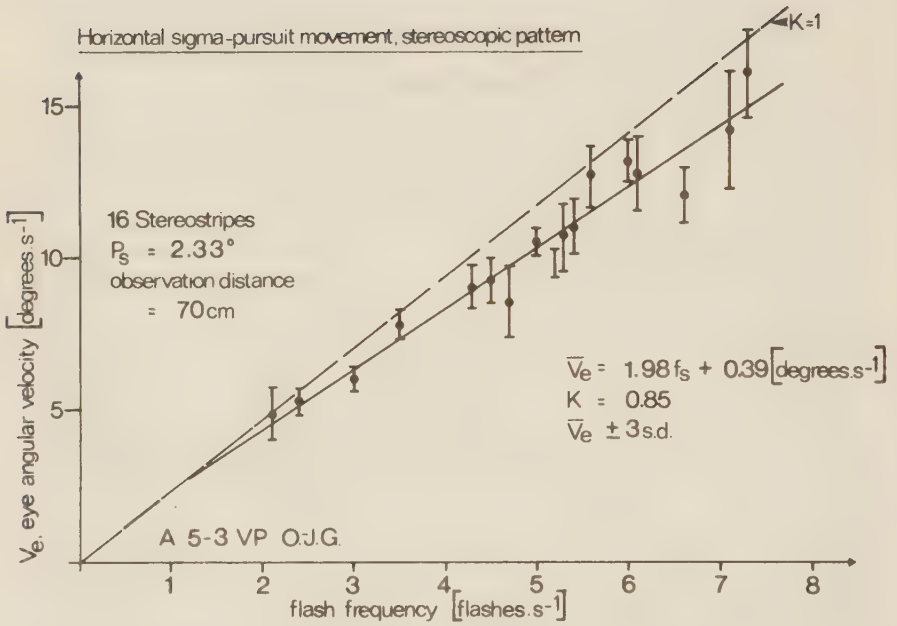


Abb. 21. Gleicher Versuch wie in Abb. 20, hier ist das Muster nur aus 16 Stereostreifen zusammengesetzt.

5.4.3 Variation von Frequenz und zeitlicher Verzögerung der dichoptischen Reize

Mit jeder Versuchsperson wurden verschiedene Versuchsreihen durchgeführt. Zuerst wurde die Blitzfrequenz f_s der binocular synchronen Reize systematisch geändert. Später wurde die Zeitverzögerung Δt zwischen dem Reiz für das linke und das rechte Auge systematisch variiert (Abb. 12).

a) Synchrone binoculare Lichtreize

Die Reizmuster für das rechte und das linke Auge wurden mit synchronen Blitzraten projiziert, die wir zwischen 2,0 bis ca. 30,0 Blitzen pro Sekunde variierten. Hierbei ergab sich eine direkte Abhängigkeit der Winkelgeschwindigkeit der Augen V_e von der Blitzfrequenz f_s . Wie Registrierbeispiele der Abb. 22 zeigen, stieg V_e zusammen mit f_s gemäß Gl. (2) an. Der Stereoeindruck blieb von der Blitzfrequenz f_s unabhängig.

b) Asynchrone binoculare Reize

Wenn dem rechten und dem linken Auge bei ihrer Sigma-Folgebewegung genau alternierende Blitze zugesandt wurden, konnte eine recht überraschende Wahrnehmung gemacht werden: Die Stereokomponente des Musters verschwand, aber die Streifen konnten immer noch in Richtung der Augenfolgebewegungen sich fortbewegend gesehen werden, allerdings in der Ebene des random dot-Hintergrundes (Abb. 23). Das Verhältnis zwischen V_e , f_s und P_s , wie in Gl. (2) ausgedrückt, war nicht signifikant unterschiedlich zwischen den beiden Versuchsbedingungen, d.h. zwischen synchronen Blitzen (Stereostreifen sichtbar) und genau alternierenden Blitzen (Streifen sichtbar, jedoch ohne Stereoeffekt (Abb. 24)). Wenn die zeitliche Verzögerung Δt systematisch variiert wurde, war die Sigma-Bewegung nicht beeinträchtigt, und die Winkelgeschwindigkeit der Sigma-Folgebewegung oder der langsamen Phase des Sigma-OKN wechselte nicht mit Δt . Die scheinbare Tiefe des Stereomusters nahm jedoch ab, wenn Δt auf einen Wert $\Delta t = 1/2 f_s$ (alternierende binoculare Reize) anstieg (Abb. 25, 26, 27).

5.5 Sigma-Effekte mit zweidimensionalen random dot-Mustern

Stroboskopisch beleuchtete random dot-Muster. Zur Kontrolle wurden ebenso stroboskopisch beleuchtete random dot-Muster ohne jede räumliche periodische Struktur größer als die Punktgröße mit einem oder beiden Augen betrachtet.

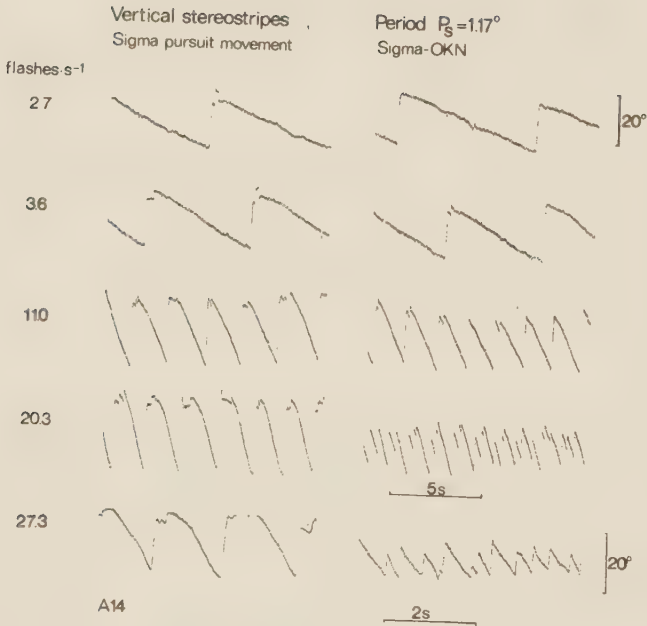


Abb. 22. EOG-Registrierbeispiele für Sigma-Folgebewegungen (links) und Sigma-OKN (rechts) über ein 24-Stereostreifenmuster. Messungen bei verschiedenen Blitzfrequenzen f_S . Die Winkelgeschwindigkeit der Augen steigt mit der Blitzfrequenz an. (ADLER und GRÖSSER, 1982)

Dependency of stereoismpression on dichoptic delay
Sigma-movement, 24 stereostripes, 10 flashes $\cdot s^{-1}$

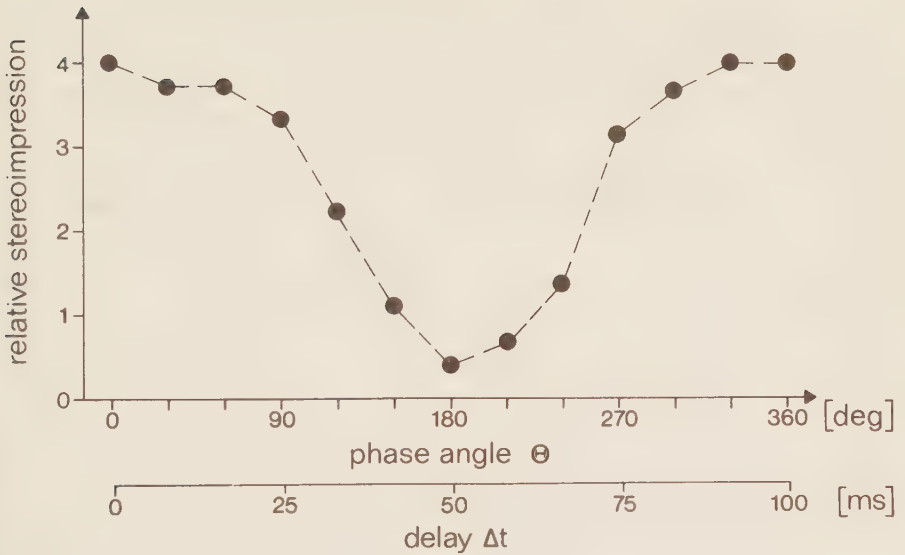


Abb. 23. Schätzen des Tiefeneindrucks des scheinbewegten Stereomusters bei zunehmender dichoptischer Verzögerung der visuellen Reize. (ADLER und GRÖSSER, 1982)

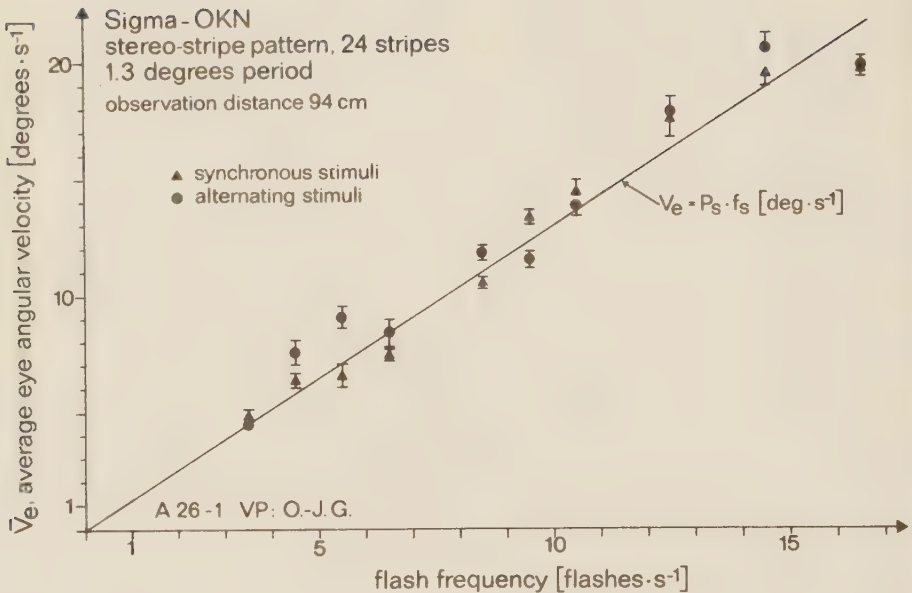


Abb. 24. Mittlere Augengeschwindigkeit V_e als Funktion der Blitzfrequenz. Außer synchronen dichoptischen Blitzen werden Blitzfolgen mit 180° Phasenverschiebung (alternierende Blitzfolgen) angewandt. Die Werte liegen für beide Reizsituationen dicht um den Wert der theoretischen Gleichung, d.h. V_e entspricht dem Produkt aus P_s und f_s . (ADLER und GRÖSSER, 1982)

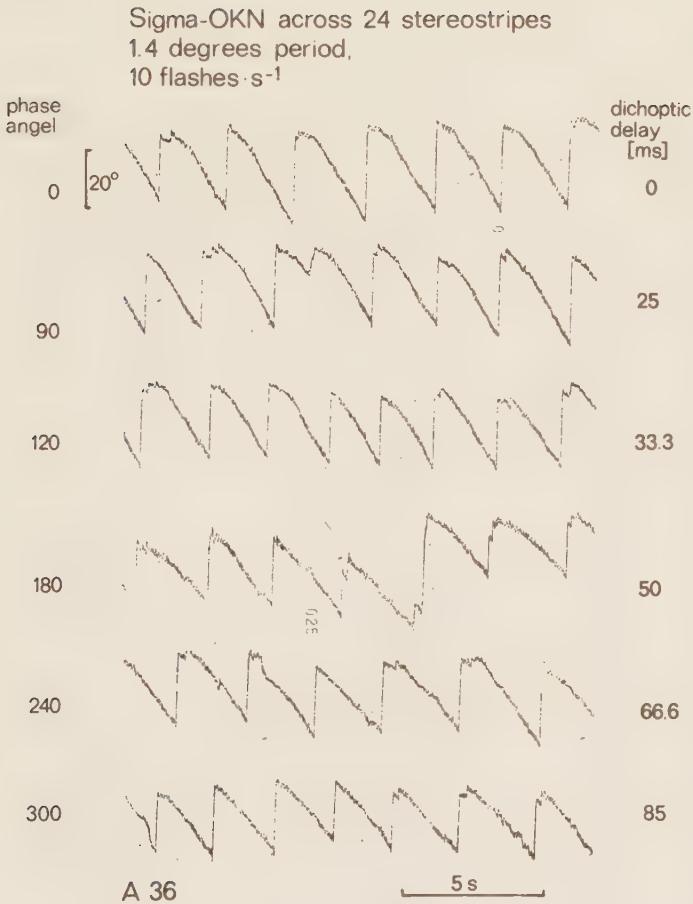


Abb. 25. EOG-Registrierungen eines Sigma-OKN über ein 24-Stereostreifenmuster, wobei P_S und f_S (hier 10 Blitze/s) konstant blieben, jedoch die Zeitverzögerung Δt (rechts) oder der Phasenwinkel ρ (links) zwischen den dichoptischen Blitzen systematisch geändert wurden.

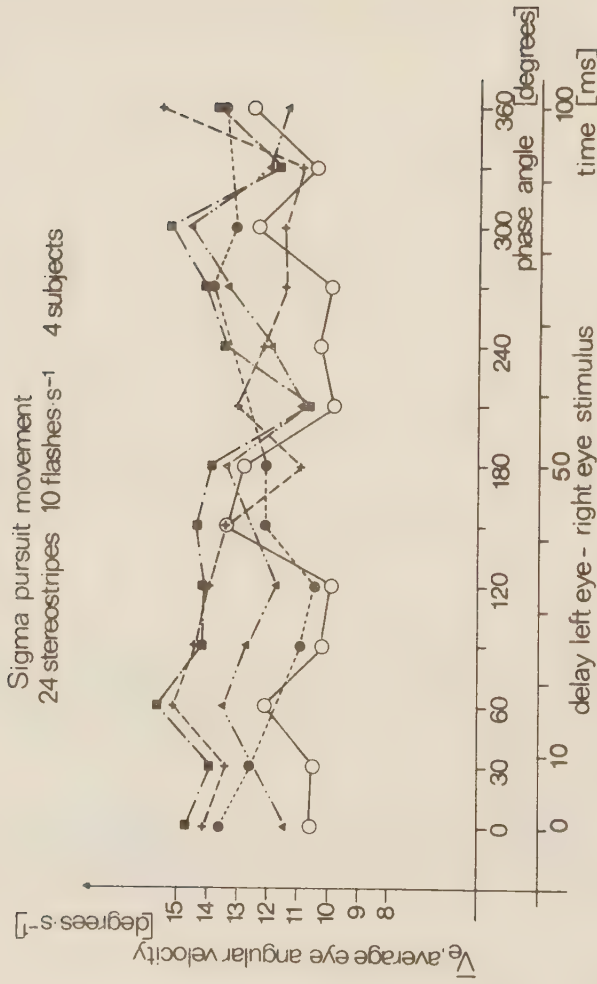


Abb. 26. Abhängigkeit der mittleren Augengeschwindigkeit V_e vom Phasenwinkel ϕ oder der Zeitverzögerung Δt zwischen beiden dichoptischen Blitzen bei 10 Blitzen/s.
(ADLER und GRÜSSER, 1981 b)

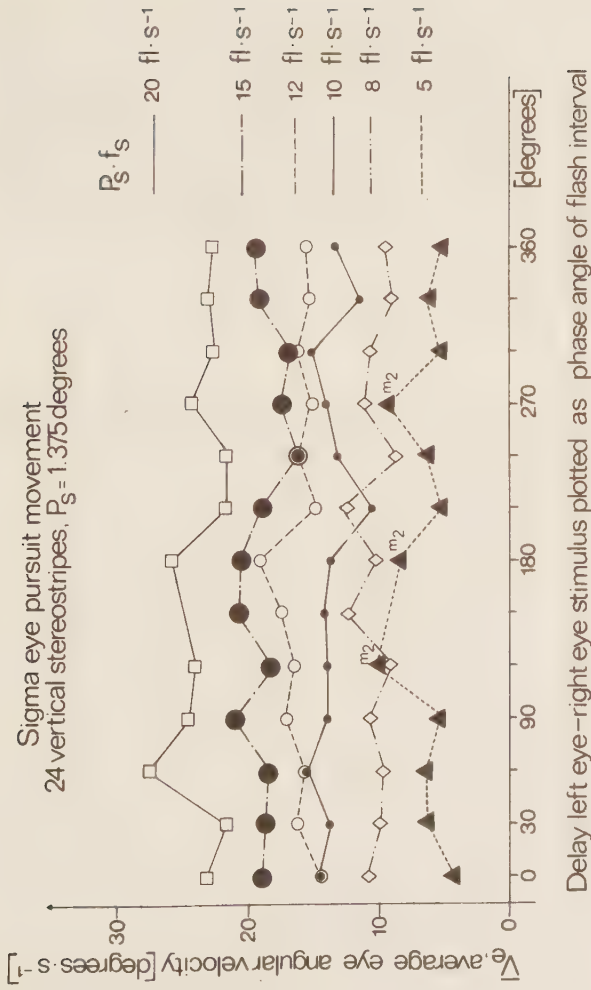


Abb. 27. Abhängigkeit der mittleren Augengeschwindigkeit $\bar{V}_e$ von der Zeitverzögerung der dichoptischen Reize bei verschiedenen Blitzfrequenzen zwischen 5 und 10 Blitzen/s. (ADLER und GRÜSSER, 1982)

Alle geübten Versuchspersonen konnten Augenfolgebewegungen über das Muster initiieren. Die Struktur des Musters schien sich dabei *in* Richtung der Augenbewegungen fortzubewegen. Zusätzlich zu dieser Sigma-Bewegung, die die Augenfolgebewegung aufrechterhielt, erschien eine Streifung im random dot-Muster, die senkrecht zur Richtung der Augenbewegungen angeordnet war. Die Periode P_{α}^* dieser in Richtung der Augenfolgebewegung scheinbar sich bewegendem Scheinstreifen war abhängig von V_e und f_s . Wir nannten dieses neue Phänomen Alpha-Streifung. Es entsteht völlig unabhängig von den bisher beschriebenen Mechanismen der Efferenzkopie und wird deshalb in dieser Arbeit auch thematisch getrennt behandelt.

5.6 Sigma-Bewegung dreidimensionaler Objekte

Aus den vorhergehenden Daten war zu erwarten, daß Sigma-Bewegungen und entsprechende Blickfolgebewegungen auch durch dreidimensionale, räumliche, periodische Muster auslösbar sind. Zwei verschiedene Reizmuster wurden angewandt:

- eine runde Plastikscheibe von 65 cm Durchmesser, auf die ein Kreis von 40 gleichweit voneinander entfernten Stäben von 15 cm Höhe und 3 cm Durchmesser montiert war (Abb. 28) und
- eine Gruppe von 100 weißen Kugeln, die auf einem biegsamen Draht, der eine komplexe dreidimensionale Figur bildete, ebenfalls in zueinander gleichem Abstand aufgezogen und fixiert waren (Abb. 30b).

Wenn diese dreidimensionalen, räumlichen, periodischen Objekte stroboskopisch beleuchtet wurden und Blickfolgebewegungen mit entsprechender Geschwindigkeit initiiert wurden, konnte eine Sigma-Bewegung im dreidimensionalen Raum wahrgenommen werden (Abb. 29). Die Augen führten glatte Folgebewegungen mit der Geschwindigkeit aus, die durch die Bedingung bestimmt war, daß das Blickzentrum von Blitz zu Blitz sich von einem der sich periodisch wiederholenden Objekte (Stäbe oder Bälle) zum nächsten bewegte. Die Wechsel in Winkel, Entfernung, Schatten, Form und relativer Orientierung im Verhältnis zum Auge der Versuchsperson spielten keine Rolle. Im Falle des aus Stäben gebildeten Kreises sah die Versuchsperson den Kreis sich im Raum mit einer konstanten Geschwindigkeit bewegen, während die Augengeschwindigkeit in der Orbita bei fixiertem Kopf natürlich von der perspektivischen Projektion relativ zu den Augen abhing (Abb. 30a). Im Falle der komplexeren dreidimensionalen Figur wurde eine entsprechend komplexere Sigma-Folgebewegung ausge-



Abb. 28. Photo des dreidimensionalen Reizmusters.
(ADLER und GRÖSSER, 1981 b)

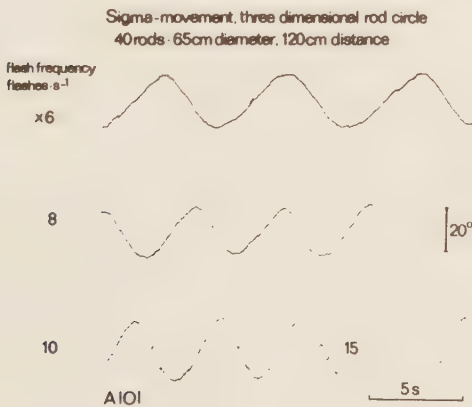


Abb. 29. EOG-Registrierungen der Sigma-Folgebewegungen über das dreidimensionale Muster bei verschiedenen Blitzfrequenzen f_s .
(ADLER und GRÖSSER, 1981 b)

führt (Abb. 30b). Die durchschnittliche Geschwindigkeit dieser Sigma-Folgebewegung stieg mit der Blitzfrequenz f_s an und die Zeit P_g des Blickzentrums, die gebraucht wurde, um einmal die gesamte Figur "abzufahren", betrug

$$P_g = n/f_s \quad (s), \quad (4)$$

wobei n die Zahl der periodischen Objekte in der Figur ist.

Wie Abb. 31 zeigt, ist also der Anstieg von V_e (langsame Phase eines Sigma-OKN bei Streifenmustern oder Anzahl von circulären Augenbewegungen über einen Punkte- bzw. Stäbekreis) bei zunehmender Blitzfrequenz f_s unabhängig von der Art, der Periode und der Dimension des Reizmusters.

Sigma pursuit movement, three-dimensional patterns

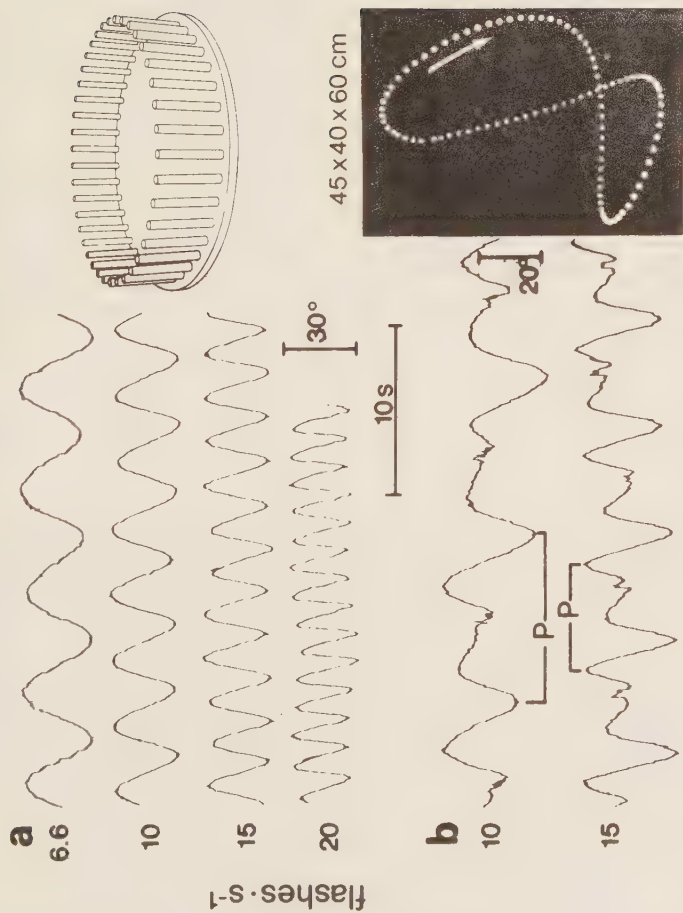


Abb. 30. EOG-Registrierungen der Sigma-Folgebewegungen bei verschiedenen Blitzfrequenzen f_s
a) über das dreidimensionale Muster aus Stäben auf einem Kreis,
b) über die dreidimensional gebogene Kette aus Kugeln.
(ADLER und GROSSER, 1981 a)

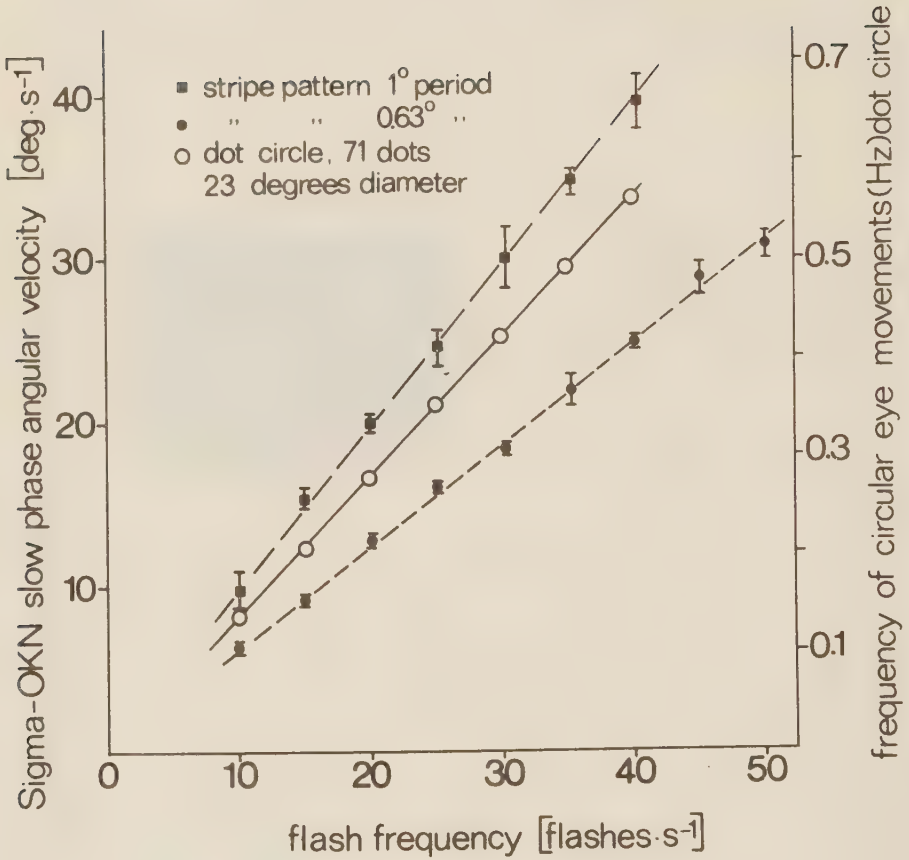


Abb. 31. Vergleich des Verhältnisses der Geschwindigkeit der langsamen Phase eines Sigma-OKN zur Blitzfrequenz f_s bei verschiedenen Reizbedingungen: 2 Streifenmuster verschiedener Periode und Punktkreis (Sigma-Folgebewegungen). (ADLER et al., 1981 a)

6. PSYCHOPHYSISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR ENTSTEHUNG DER ALPHA-STREIFEN

Bei den Kontrolluntersuchungen zur Frage, ob Sigma-Bewegung auch über ein stroboskopisch beleuchtetes zweidimensionales random dot-Muster auslösbar ist, entdeckten wir ein neues psychophysisches Phänomen, die *Alpha-Streifung*. Da dieses Phänomen uns interessant erschien und in ersten Kontrollexperimenten festgestellt wurde, daß Alpha-Streifen nicht nur bei Blickbewegungen über ein stationäres random dot-Muster auftreten, sondern auch bei fixiertem Blick, wenn das random dot-Muster bewegt wird, erschien uns eine weitere eingehende psychophysische Untersuchung dieses neuen Phänomens hinreichend interessant zu sein, so daß sich eine Erweiterung des ursprünglichen Themas der vorliegenden Arbeit ergab. In diesen Experimenten zur Entstehung der Alpha-Streifen kehrten wir also die Versuchsbedingungen im Vergleich zu den in Kapitel 5.5 geschilderten um, d.h. jetzt war der Blick fixiert, und ein stroboskopisch beleuchtetes zweidimensionales random dot-Muster wurde mit konstanter Winkelgeschwindigkeit V_S durch das Sehfeld bewegt. Auch dabei entstanden, wie oben schon beschrieben wurde, Alpha-Streifen: Eine stationäre, senkrecht zur Bewegungsrichtung des random dot-Musters ziehende Streifung von der Periode P_α^* wurde sichtbar.

Für die Periode P_α^* galt folgende Beziehung:

$$P_\alpha^* = V_S / f_S \quad (\text{grad}) \quad (5)$$

Über dieselbe Art von "Scheinstreifung" berichteten kürzlich auch KOENDERINK und van DOORN (1980). Sie erzeugten die ihr zugrundeliegenden, intermittierend sichtbaren, bewegten random dot-Muster elektronisch auf einem Bildschirm. Die im folgenden beschriebenen Daten über die Abhängigkeit der Sichtbarkeit und Deutlichkeit der Alpha-Streifen von verschiedenen Reizparametern führen kurz zusammengefaßt zu folgenden Feststellungen:

- Die Bedingung $P_\alpha^* = V_S / f_S$ (grad) gilt für einen großen Bereich verschiedener Reizsituationen.
- Die physiologischen Prozesse, die die Alpha-Streifen generieren, sind im afferenten visuellen System lokalisiert, wahrscheinlich noch auf einer Ebene vor der binocularen Fusion.
- Die Alpha-Streifung läßt sich mit einem einfachen Modell dieses Prozesses bereits voraussagen, dessen grundlegender Mechanismus Gedäch-

niseinheiten (leaky integrators) mit einer bestimmten Verfalls-Zeitkonstanten (ca. 0,3 s) und einer begrenzten Aufnahmefähigkeit für visuelle Reize (ca. 10-15 retinale Bilder) sind.

Alpha-Streifen mit zweidimensionalen random dot-Mustern

6.1 Zur Erzeugung von Alpha-Streifen bei stationärem Reizmuster und bewegten Augen

Methode: Wie im Absatz 5.5 beschrieben, entdeckten wir die Alpha-Streifen bei einem Kontroll-Experiment zu diesen Sigma-Bewegungen.

Der Versuchsaufbau und die Methode entsprachen für die Experimente mit stationären random dot-Mustern und bewegten Augen der in Kapitel 4 (METHODE) für die Sigma-Experimente geschilderten Anordnung.

6.2 Methode zur Erzeugung von Alpha-Streifen bei bewegtem Reizmuster und stationären Augen

6.2.1 Reizmuster und Blitzfrequenz

Wir führten die Experimente wieder an acht erwachsenen Versuchspersonen durch. Das am häufigsten benutzte Reizmuster war ein $13 \times 39^\circ$ großes, zweidimensionales Muster mit random dot-Struktur, das aus einem aus schwarzen und weißen Punkten bestehenden, von ATTNEAVE (1954) (Abb. 11, 33a) entworfenen Muster hergestellt worden war. Der Abstand zwischen den Punkten auf der Leinwand war $0,08^\circ$ und der Schwarz-Weiß-Kontrast 0,7. Das Muster wurde durch ein "Fenster" von $15-20^\circ$ horizontaler Breite auf eine transparente oder reflektierende Leinwand mittels eines drehbaren, durch einen Servomotor gesteuerten Spiegels projiziert (Abb. 32). Die Bewegung des Servomotors wurde durch einen wellenförmigen Generator und ein Verstärkersystem geregelt. Die Amplitude und die Geschwindigkeit der Horizontalbewegung des Musters konnten geändert werden, indem die Amplitude und die Frequenz des dreieck- oder rampenförmigen voltage-Signals, die das Servomotorsystem steuerten, geändert wurden. Die Lichtquelle des Projektors war ein Stroboskop, das Blitze von $56 \mu\text{s}$ Halbwertszeit aussandte. Die zeitgemittelte Leuchtdichte des gesamten random dot-Reizes war, soweit nicht anders erwähnt, ungefähr $2-3 \text{ cd} \cdot \text{m}^{-2}$ bei 20 Blitzen/s bei den Experimenten mit nur einem Reizmuster.

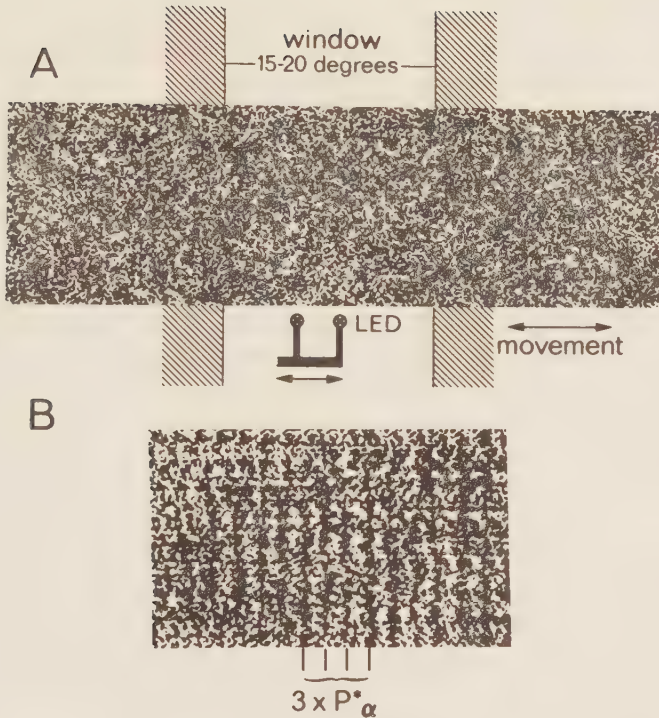


Abb. 32. A: Schema des Reizmusters. Ein stroboskopisch beleuchtetes zweidimensionales random dot-Muster wurde hinter einem Fenster bewegt; zur Fixation war ein $0,05^\circ$ großer roter Lichtpunkt im Zentrum des Musters befestigt. Die Entfernung zweier LEDs, die auf einer Mikrometerbühne unterhalb des Musters fixiert waren, konnte von der Versuchsperson mit Hilfe einer remote-Kontrolle verändert werden. Die LED-Distanz wurde der Periode P_{α}^* der Alpha-Streifung angeglichen. B: Versuch der ungefähren Darstellung der Alpha-Streifung mit der Periode P_{α}^* bei niedrigen Reizfrequenzen (z.B. 12 Blitze/s). Bei höheren Blitzfrequenzen stieg die Sichtbarkeit der Alpha-Streifen. (ADLER et al., 1981 c)

In binocularen dichoptischen Experimenten wurden zwei Stroboskop-Projektoren benutzt. Ihre Strahlen wurden mittels eines Prismas gemischt, und das Licht eines jeden Stroboskops wurde mittels eines Polarisationsfilters, welcher an der Oberfläche des Prismas befestigt war, polarisiert. Die Polarisationsachse wurde mit 90° für die beiden Strahlengänge angesetzt. Entsprechend trugen die Versuchspersonen in diesen Experimenten gekreuzte Polarisationsfilter vor den Augen. Die zeitgemittelte Leuchtdichte des monocularen Reizmusters lag bei 20 Blitzen/s bei ungefähr $0,5 \text{ cd} \cdot \text{m}^{-2}$ für die weißen Teile jedes Musters. In binocularen stereoskopischen Experimenten sah die Versuchsperson mit jedem Auge durch ein Dove-Prisma und sah das stroboskopisch beleuchtete random dot-Muster hinter einem runden Fenster von 12° Durchmesser. Der Fixationspunkt, eine Leuchtdiode (LED) von $0,15^\circ$ Durchmesser, befand sich in der Mitte dieses Fensters. Der Winkel der Dove-Prismen war veränderlich: So konnten oberhalb und unterhalb des Fixationspunktes für das rechte und das linke retinale Bild verschieden große horizontale Abweichungen eingestellt werden.

Die Frequenz der stroboskopischen Blitze konnte zwischen 2 und 90 Blitzen/s variiert werden. Die Blitze konnten mit der Bewegung des Spiegels synchronisiert werden. In einem Teil der Experimente konnten statt gleichmäßiger Blitzfolgen Blitzserien eingestellt werden. Die Zahl n der Blitze einer Serie, die Dauer T_f einer Blitzserie und die Blitzfrequenz f_s wurden verändert. Die Blitzserien wurden durch die Reizpositionen getriggert.

In einigen Experimenten wurden Computer-generierte Blitzfolgen mit einer zufälligen Verteilung der Blitzintervalle verwendet. Die Intervallhistogramme dieser Blitzsequenzen entsprachen einer GAUSS'schen Verteilung um einen Mittelwert, wobei letzterer konstant gehalten wurde, während die Standardabweichung der GAUSS-Verteilung variiert werden konnte (c.f. Abb. 6c; BEHRENS und GRÜSSER, 1979).

Die Versuchspersonen saßen, wie bei den Sigma-Experimenten, in einem bequemen Stuhl etwa 80-135 cm von der Leinwand entfernt, den Kopf durch eine Kinnstütze entlastet und durch eine Stirn- und Hinterkopfhalterung fixiert. Während der Messungen wurden die Versuchspersonen gebeten, monocular oder binocular (abhängig von der Aufgabenstellung) einen Fixationspunkt in Augenhöhe auf der reflektierenden oder transparenten Leinwand zu fixieren. Selbiger war entweder ein stationärer schwarzer Punkt von $0,2^\circ$ Durchmesser oder eine kleine

rote Leuchtdiode (LED) von $0,05^\circ$.

6.2.2 Messung der Periode der Alpha-Streifen

Die Versuchspersonen sollten die Periode P_α^* der vertikalen Alpha-Streifen schätzen und dies mittels einer Kontrolle sichtbar machen. Um die Periode P_α^* der scheinbaren Streifen abzuschätzen, wurden drei Methoden angewandt:

- Die Versuchspersonen benutzten eine willkürlich gewählte horizontale Skala, die oberhalb des random dot-Musters projiziert wurde, oder
- sie mußten die Distanz zweier gegeneinander verschiebbarer vertikaler Meßpfeile, die auf den unteren horizontalen Rand des random dot-Musters projiziert wurde, auf die geschätzte Periode P_α^* abgleichen, oder
- die horizontale Entfernung von zwei $0,15^\circ$ roten Lichtpunkten (LEDs) sollte entsprechend P_α^* (Abb. 32a) justiert werden. Die LEDs waren auf einer Meßskala 9 cm vor der Leinwand montiert.

6.2.3 Schätzen der wahrgenommenen Deutlichkeit der Ausprägung der Alpha-Streifen (kategorische Klassifikation)

Die Versuchspersonen wurden gebeten, die Sichtbarkeit bzw. Schärfe der Alpha-Streifen anhand einer kategorischen Klassifikation, der die geraden Zahlen von 0 bis 4 zugrunde lagen, zu schätzen. Die Versuchspersonen konnten ein Signal entsprechend diesem vorher vereinbarten Code betätigen, und ihre Entscheidung wurde zusammen mit der Reizposition und der Blitzsequenz auf einem Mingograph-Recorder registriert. Eine 0 bedeutete, daß keine Alpha-Streifen sichtbar waren,

bei "1" waren die Alpha-Streifen gerade sichtbar,

bei "2" waren zwar Alpha-Streifen sichtbar, die Periode jedoch war schwer zu schätzen,

bei "3" waren sowohl die Alpha-Streifen als auch die Periode einfach zu sehen bzw. einfach zu schätzen,

bei "4" waren Alpha-Streifen mit der höchstmöglichen Klarheit sichtbar.

Der Median wurde für die mit denselben Reizparametern erhaltenen Ergebnisse errechnet. Gemäß STEVENS (1951) ist der Median der adäquate Wert, um Daten aus psychophysischen Messungen zu mitteln, bei denen Reize unterschiedlichen Kategorien zuzuordnen sind. Da diese Art der Klassifizierung für die Entwick-

lung quantitativer Modelle nur von begrenztem Wert ist (c.f. STEVENS, 1951, 1974), wandten wir eine weitere Methode an.

6.2.4 Maskierungsexperimente

Die Versuchsperson sah das stroboskopisch beleuchtete, bewegliche random dot-Muster in einem Fenster von 22×22 oder $15 \times 20^\circ$ erscheinen. Der Fixationspunkt, eine kleine lichtemittierende Diode (LED), befand sich in der Mitte des Fensters. Das gleichmäßige weiße Licht einer Xenonlampe wurde ebenso auf das Fenster projiziert. Die Leuchtdichte dieses Lichtes wurde schrittweise von 0,07 oder $0,15^{10}$ log Einheiten mittels neutraler Dichtefilter geändert. Die Versuchspersonen sollten die Leuchtdichte I_m des maskierenden Lichtes, bei der die Alpha-Streifen gerade sichtbar waren, bestimmen. Es wurde der Mittelwert von 10 aufeinanderfolgenden Messungen des $\log I_m$ mit Blitzfolgen derselben Reizparameter bestimmt. Da die zeitgemittelte Leuchtdichte der random dot-Muster proportional zur Blitzfrequenz war, glichen wir die Daten mit Maskierung in diesen Versuchen im Verhältnis zu den Werten der vergleichbar höchsten angewandten Blitzfrequenz an (Abb. 33).

6.3 Gesetzmäßigkeiten bei der Wahrnehmung von Alpha-Streifen

6.3.1 Erscheinen und Periodizität der Alpha-Streifen

Wenn entweder das Blickzentrum dem kleinen sich bewegenden Lichtpunkt folgte und damit sich mit einer konstanten Geschwindigkeit über das zweidimensionale random dot-Muster bewegte oder das random dot-Muster bei fixiertem Blick horizontal gleichmäßig hin- und herbewegt wurde, sahen die Versuchspersonen das flickernde Punktmuster bei Blitzfrequenzen zwischen 2 und 9,5 Blitzen/s sich in Richtung der tatsächlichen Bewegung fortbewegen. Die Scheinbewegung der random dot-Struktur war überlagert durch den Flickereindruck und manchmal auch durch den Eindruck, daß sich das ganze Muster horizontal genau entgegengesetzt zur Richtung der tatsächlichen Bewegung fortbewegte. Das führte zu der recht paradoxen Beschreibung von zwei Scheinbewegungen: Die Oberflächenstruktur des random dot-Musters bewegte sich mit dem Fixationspunkt, während der Rahmen des ganzen Musters sich in die entgegengesetzte Richtung zu bewegen schien. Gemäß der kurzen Blitzdauer ($56 \mu s$ halbe Dauer) gehört diese Bewegung zur Gruppe der reinen Scheinbewegungen; bei Raten von mehr als 5 Blitzen/s müßte sie nach der Klassifikation nach WERTHEIMER (1912) Beta-Bewegung genannt werden. Im folgenden soll aber die allgemein üblichere

Visibility of Alpha-stripes ◆=20 flashes·s⁻¹ 556 measurements
flash train 1 sec ●=40 flashes·s⁻¹ 309 measurements

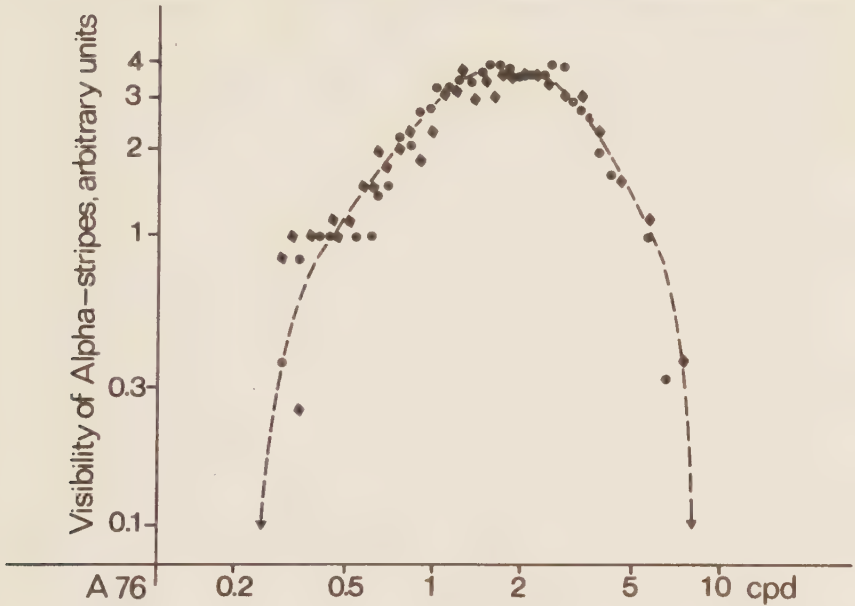


Abb. 33. Abhängigkeit der Sichtbarkeit der Alpha-Streifen (kategorische Klassifikation, Abszisse) von der Reizleuchtdiode (Ordinate) in cpd bei zwei verschiedenen Blitzraten (Dauer einer Blitzrate 1 s).

Bezeichnung Phi-Bewegung für die Scheinbewegung des stroboskopisch beleuchteten beweglichen Musters (c.f. ANSTIS, 1970, 1978) gebraucht werden. Bei Blitzfrequenzen über 9,5 bis 10,5 Blitzen/s nahmen alle Versuchspersonen eine sehr schwache *stationäre* Streifung zusätzlich zur horizontalen Phi-Bewegung des random dot-Musters wahr (Abb. 32b). Wurden dagegen Augenfolgebewegungen über ein stationäres random dot-Muster ausgeführt, so sahen alle Versuchspersonen bis auf eine das Scheinstreifenmuster sich in Richtung der Augenfolgebewegung fortbewegen. Die räumliche Periode P_{α}^* der vertikalen Scheinstreifen vergrößerte sich mit der Winkelgeschwindigkeit der Augen V_e (Abb. 34) und nahm bei steigender Blitzfrequenz f_s (Abb. 35) ab, wobei das scheinbare vertikale Muster beträchtlich deutlicher und besser sichtbar wurde. Die vertikalen Streifen waren entweder im ganzen Muster oder nur in Teilen davon sichtbar. Ziemlich häufig war die vertikale Streifung in der vertikalen Richtung unvollständig und durch horizontale Bänder unterbrochen, die sich ebenfalls in Richtung der langsamen Augenfolgebewegungen bewegten. Die Grenzen der Scheinstreifen schienen sehr verwaschen zu sein, und die allgemeine Klarheit der periodischen Struktur war nicht sehr groß. Die Streifen wurden jedoch von allen Beobachtern gesehen, und es war möglich, ihre Periode P_{α}^* zu schätzen. Wie das Autokorrelogramm des random dot-Musters (Abb. 36) zeigt, war keine bevorzugte Periodik, welche zur Periodik P_{α}^* korrespondierte, in dem random dot-Reiz enthalten. Wir schlossen daher, daß unser visuelles System die Scheinstreifen mit der Periode P_{α}^* aus der random dot-Quelle generiert. Offensichtlich war P_{α}^* durch die retinale Verschiebung des Reizmusters während eines Blitzintervalls bestimmt.

Da die scheinbare Streifung also wahrscheinlich verursacht wird durch eine zentralnervöse "Berechnung" der Autokorrelation, die in dem zeitlich verrückten und aufsummierten random dot-Muster enthalten ist (nähere Erläuterung s. DISKUSSION), nannten wir die scheinbare Periodizität *Alpha*-Streifen oder *Alpha*-Streifung. Abb. 32b versucht darzustellen, was die Versuchspersonen wahrnahmen: Die Streifen hatten verwaschene Konturen, sie zeigten zusätzlich zur Hauptrichtung schräge Strukturen und hatten in bestimmten Frequenzbereichen (20-50 Hz) ein Fischgrätenmuster. Je dichter die Streifen beieinander lagen, desto größer war die strukturelle Ähnlichkeit untereinander. Je höher die Blitzfrequenz war, desto homogener wurde das gesamte Muster. Bei 10-45 Blitzen/s (Abb. 37, 38) konnte folgende Beziehung gefunden werden:

$$P_{\alpha}^* = k \cdot V_e / f_s \quad (\text{grad}) \quad (6)$$

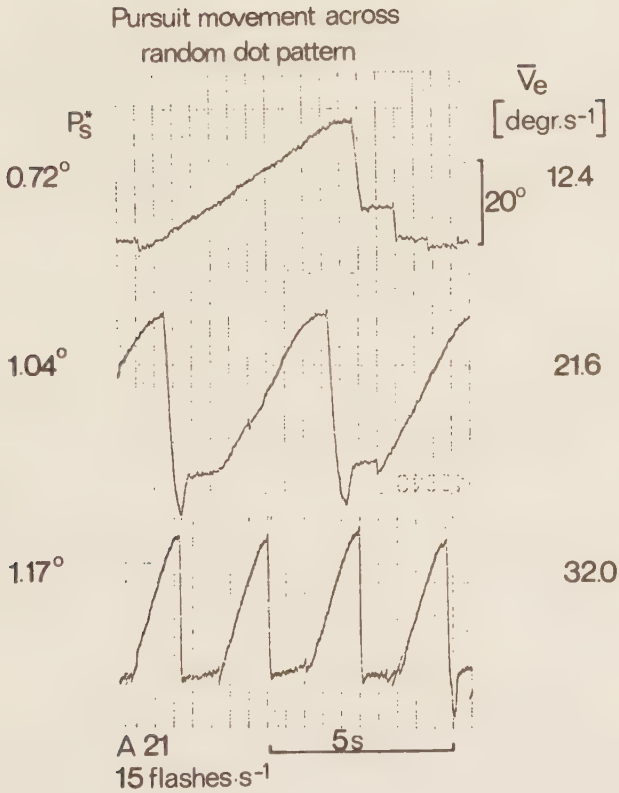


Abb. 34. EOG-Registrierungen der Folgebewegungen über das random dot-Muster. Mit steigender V_e (rechts) nahm auch die Periode der Scheinstreifen P_α^* zu.

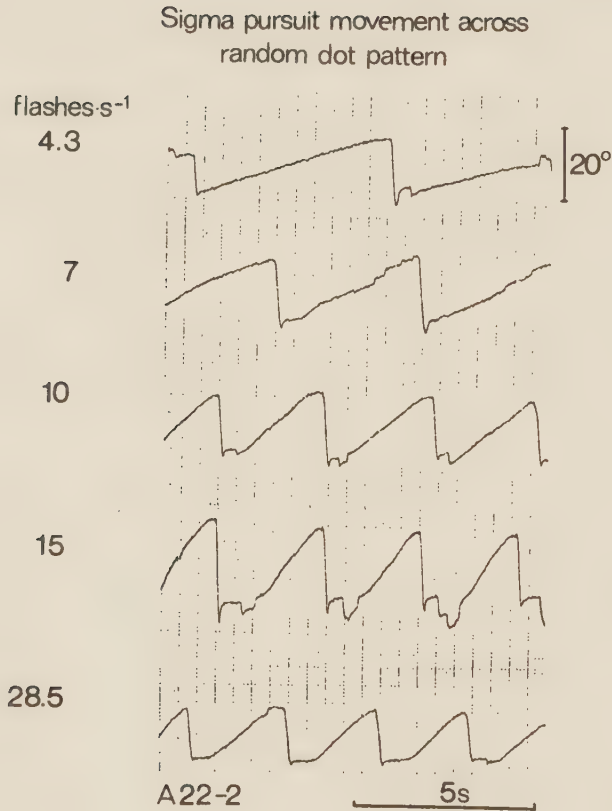


Abb. 35. EOG-Registrierungen der Sigma-Folgebewegungen über das random dot-Muster bei verschiedenen Blitzfrequenzen.

autocorrelogram of random dot pattern

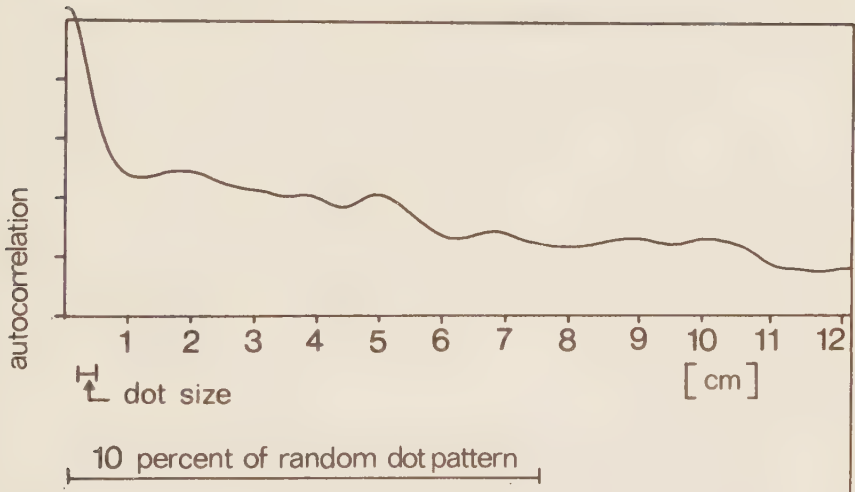


Abb. 36. Gemittelte Autokorrelationsfunktion der Abb. 32 A. Für Werte $> 0,6$ cm verläuft die Autokorrelationsfunktion eben. Der leichte Abfall oberhalb von 1 cm lag an einer ungleichen Verteilung der Reizleuchtdichte über das gesamte Muster während der Messung der räumlichen Autokorrelationsfunktion.
(ADLER und GRÜSSER, 1979 c)

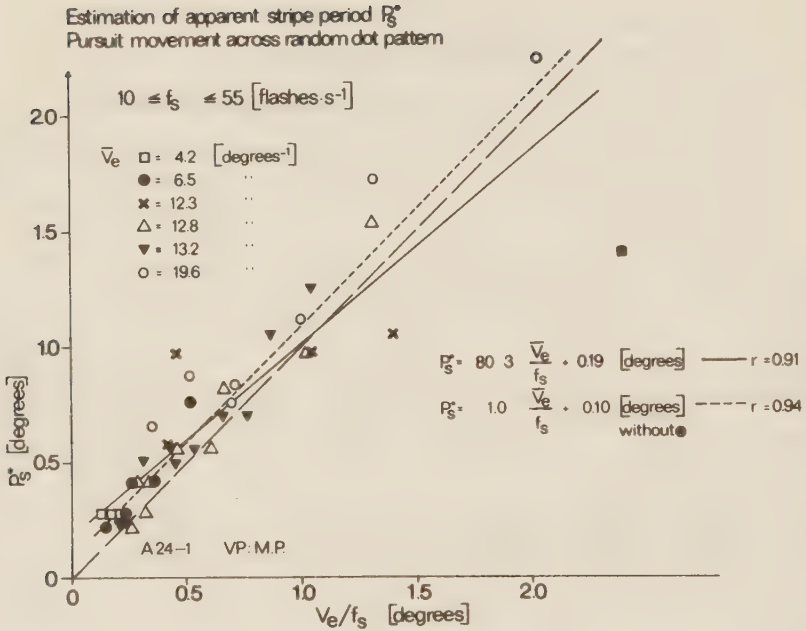


Abb. 37. Schätzen der Periode P_{α}^* ($P_{\alpha}^* = P_S^*$) der Scheinstreifen. Augenfolgebewegungen über das random dot-Muster der Abb. 32 A. Winkelgeschwindigkeit der Augen zwischen 4,0 und 19,6 $\cdot s^{-1}$. Die gestrichelte Linie entspricht $P_{\alpha}^* = V_e/f_s$. Die durchgezogene Linie entspricht der errechneten linearen Regression.
(ADLER und GROSSER, 1979 c)

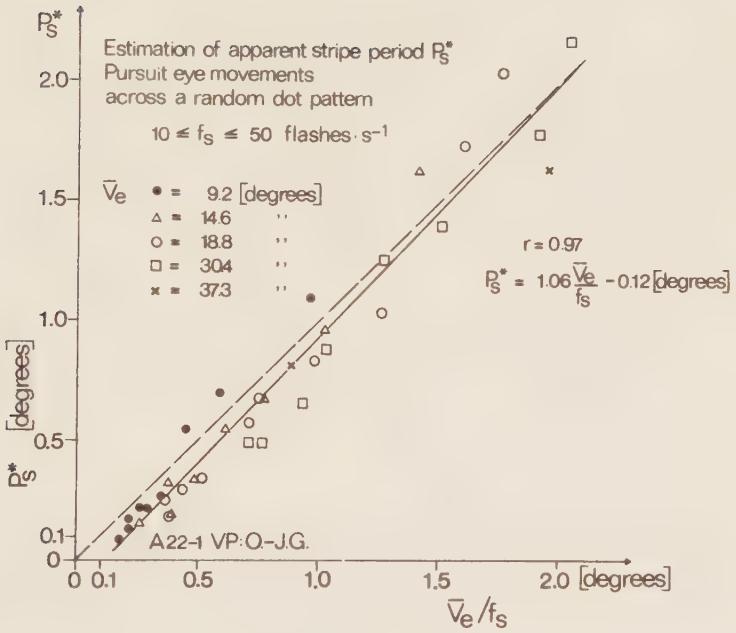


Abb. 38. Schätzen der Periode P_{α}^* ($P_{\alpha}^* = P_S^*$) der Scheinstreifen. Ähnliches Experiment wie in Abb. 36, aber verschiedene Versuchspersonen. Fünf verschiedene Augengeschwindigkeiten. (ADLER und GRÖSSER, 1979 c)

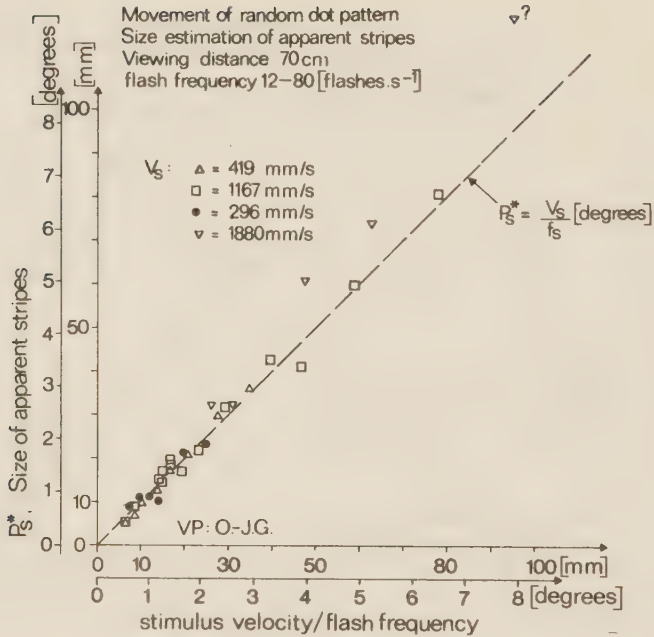


Abb. 39. Schätzen der scheinbaren Streifenbreite (in Millimeter und Grad). Die Versuchspersonen fixierten einen kleinen stationären Punkt von 0,3° Durchmesser, während das random dot-Muster bewegt wurde. Amplitude der horizontalen Bewegung 24°. Die Blitzfrequenz variierte zwischen 12 und 80 Blitzen/s. Vier verschiedene Reizgeschwindigkeiten V_s . ($P_s^* = P_{\alpha}^*$) (ADLER und GRÖSSER, 1979 c)

Höhere Blitzfrequenzen wurden nicht gemessen, weil P_{α}^* ungefähr der Größe der Zufallspunkte entsprach. Für die Konstante k^* waren folgende Grenzen gültig: $0,76 \leq k^* \leq 1,06$. Wir denken, daß aufgrund der Unschärfe der Streifenränder einige Versuchspersonen dazu neigten, die Periode P_{α}^* der Scheinstreifen zu unterschätzen. Die Versuchspersonen wurden gebeten, die Periode P_{α}^* der Scheinstreifen zu schätzen (s. METHODE; Abb. 39). Zur Auswertung haben wir in den Experimenten mit stationärem random dot-Muster und bewegten Augen P_{α}^* quantitativ nur mit bewegten Augen, aber fixiertem Kopf gemessen, aber die Scheinstreifen und die Sigma-Bewegung waren auch sichtbar, wenn der Kopf frei bewegt werden konnte. Bei einer konstanten Winkelgeschwindigkeit V_S der Phi-Bewegung war P_{α}^* annähernd linear von $1/f_S$ abhängig. Bei einer konstanten Blitzfrequenz f_S war P_{α}^* linear von der Winkelgeschwindigkeit V_S der horizontalen Phi-Bewegung abhängig. Das läßt sich wiederum als Funktionsgleichung, diesmal mit den zwei Konstanten k_1 und k_2 ausdrücken:

$$P_{\alpha}^* = k_1 \cdot V_S / f_S + k_2 \quad (\text{grad}) \quad (7)$$

Experimentelle Grenzen lagen für die Blitzfrequenz f_S bei $10 \leq f_S \leq 90$ Blitzen/s und für die Geschwindigkeit des bewegten Reizmusters V_S bei $8^\circ \leq V_S \leq 120^\circ/\text{s}$. Die Konstante k_1 variierte zwischen 0,8 und 1,0, k_2 zwischen 0 und 0,35.

In späteren Versuchen wurde das Muster nicht mehr gleichmäßig hin- und herbewegt, sondern in Anlehnung an die beim OKN ausgeführten Augenbewegungen in eine Richtung mit einer bestimmten Geschwindigkeit bewegt und dann mit hoher Geschwindigkeit in die Ausgangsposition zurückgebracht. Die Blitzfolgen waren hierbei nicht mehr gleichmäßig, sondern wurden durch die Reizposition getriggert. Die Phi-Bewegung des Musters war daher nur bei der langsamen Bewegung in *eine* Richtung sichtbar. Die Alpha-Streifen waren von Blitzfolge zu Blitzfolge identisch. Auch hier galt Gl. (5).

Bei Anwendung beider experimenteller Techniken (Abb. 40, 41) stellte sich heraus, daß die Versuchspersonen die durch Gl. (5) gegebene Periode P_{α}^* in einem Bereich zwischen 0,1 und 0,5° überschätzten. Die Ursache dieses Überschätzens bei hohen räumlichen Frequenzen der Alpha-Streifen lag wahrscheinlich darin, daß die Versuchspersonen die LEDs auf einen doppelt so großen Wert einstellten, wie er nach Gl. (5) zu erwarten gewesen wäre, denn sie sa-

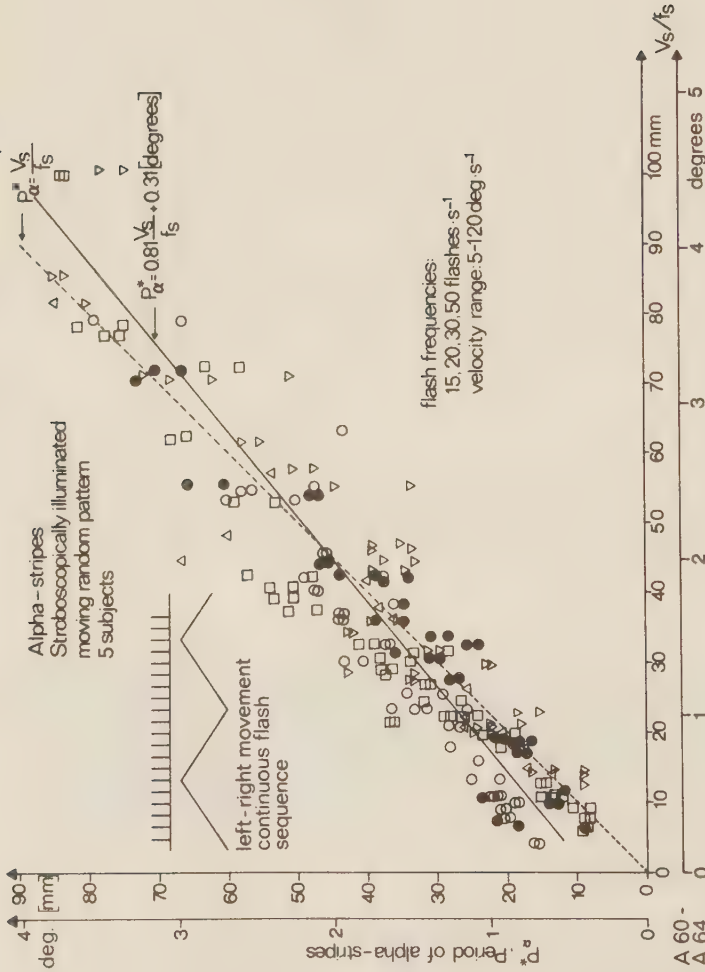


Abb. 40. Abhängigkeit der Periode P_{α} der Alpha-Streifen (Ordinate) vom Quotienten aus der Winkelgeschwindigkeit des Reizes und der Blitzfrequenz V_s/f_s (Abszisse). Kontinuierliche Links-Rechts-Bewegung des Reizmusters; kontinuierliche Blitzfrequenz (inset). Die Daten von 5 Versuchspersonen sind durch verschiedene Symbole markiert. Der theoretische Wert für P_{α} , wie er durch Gl. (5) gegeben ist, wird durch die gestrichelte Linie angedeutet, die berechnete lineare Regression durch die durchgezogene Linie. (ADLER et al., 1981 c)

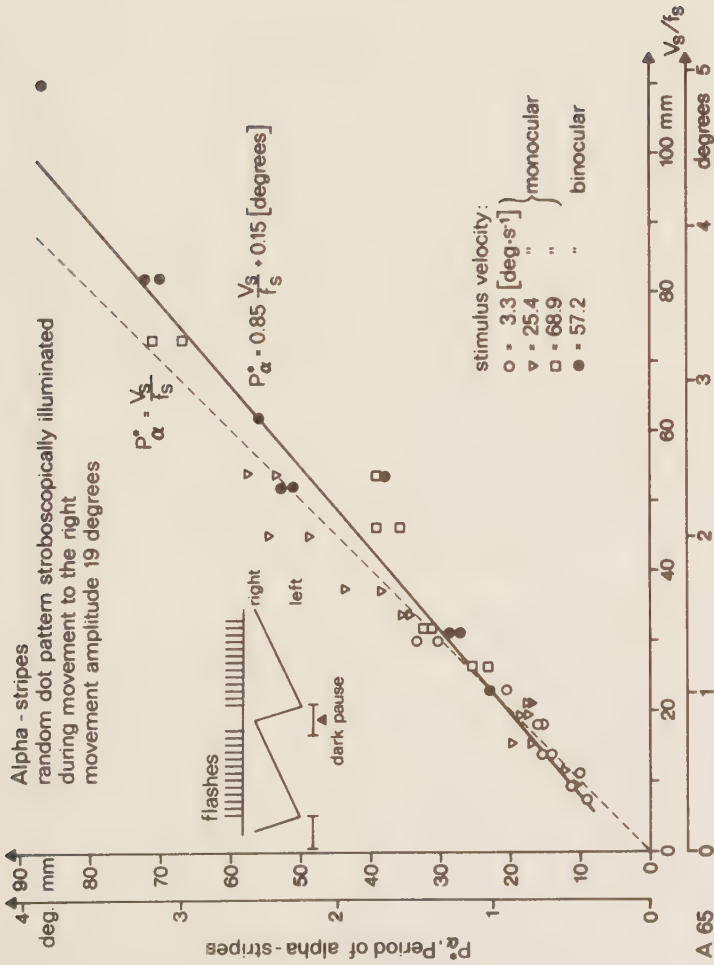


Abb. 41. Selbe Beziehung wie in Abb. 40. Reizmuster nur während der Bewegung nach rechts sichtbar (inset). Die Blitze wurden durch die Reizposition getriggert, dadurch stationäre Alpha-Streifung. Die Daten stammen von einer Versuchsperson mit monocularer oder binocularer Sehnen.
(ADLER et al., 1981 c)

hen den Wert $2 P_{\alpha}$ als Grundperiode der Scheinstreifung.

6.3.2 Faktoren für die Streubreite von V_e in Experimenten mit stationärem random dot-Muster

Wie Abb. 42a,b zeigt, variierte die Winkelgeschwindigkeit V_e der Sigma-Folgebewegungen beträchtlich. Im Durchschnitt stieg V_e an, wenn die Blitzfrequenz f_s anstieg (Abb. 43). V_e war ebenso von der Winkelgeschwindigkeit des bewegungsauslösenden Fixationspunktes abhängig (Abb. 44, 45). Deshalb wurde ein ziemlich breiter Bereich individueller V_e -Werte in diesen Experimenten gefunden, aber aus Abb. 42b ist offensichtlich, daß die Verteilung der V_e -Werte im Hinblick auf die Blitzfrequenz keineswegs willkürlich ist. Glatte Augenfolgebewegungen waren leichter mit mittleren Blitzfrequenzen auszuführen, bei denen die Scheinstreifen erschienen (10-25 Blitze/s) als im unteren Frequenzbereich (3-9,5 Blitze/s). Dabei kam es zur Sigma-Bewegung der random dot-Struktur und einigen scheinbaren räumlichen Wechseln der random dot-Anordnung, aber ohne eine sichtbare, senkrecht zur Augenbewegungsrichtung gerichtete Streifenbewegung.

Zwei Versuchspersonen, beide erfahren in psychophysischen Experimenten mit Sigma-Bewegungen, konnten einen Sigma-OKN über das random dot-Muster auslösen, sobald sie die Sigma-Bewegung nach dem Initiieren der Augenfolgebewegungen bei mittleren Blitzfrequenzen wahrnahmen (Abb. 46a,b).

6.3.3 Effekt der Blitzfrequenz, Anzahl der Blitze einer Reizfolge und Anzahl der Alpha-Streifen für die Sichtbarkeit der Alpha-Streifung

Bei Blitzserien einer konstanten Dauer T_f war für die Deutlichkeit der Alpha-Streifung die Blitzfrequenz f_s ausschlaggebend. Wir registrierten diesen Effekt bei Blitzserien von 0,5 und 1 s Dauer. Die Deutlichkeit der Alpha-Streifen (c.f. METHODE) nahm mit der Blitzfrequenz zu und erreichte ihr Optimum bei ungefähr 25-35 Blitzen/s (Abb. 47).

Neben der Blitzfrequenz wurde auch die Anzahl n der Blitze in einer Reizserie variiert. Um den Effekt der Anzahl n der Blitze in einer Reizserie beobachten zu können, wählten wir Blitzserien verschiedener Dauer mit Blitzfrequenzen von 11, 15, 20, 30, 40 und 50 Blitzen/s. Bei Blitzfrequenzen ≥ 15 Blitze/s wurde die Sichtbarkeit der Alpha-Streifen mit der Zahl n immer größer und erreichte ein Optimum, wenn die Blitzserien 10-15 Blitze enthielten (Abb. 48).

• Sigma-pursuit movement across a stroboscopically illuminated random dot pattern

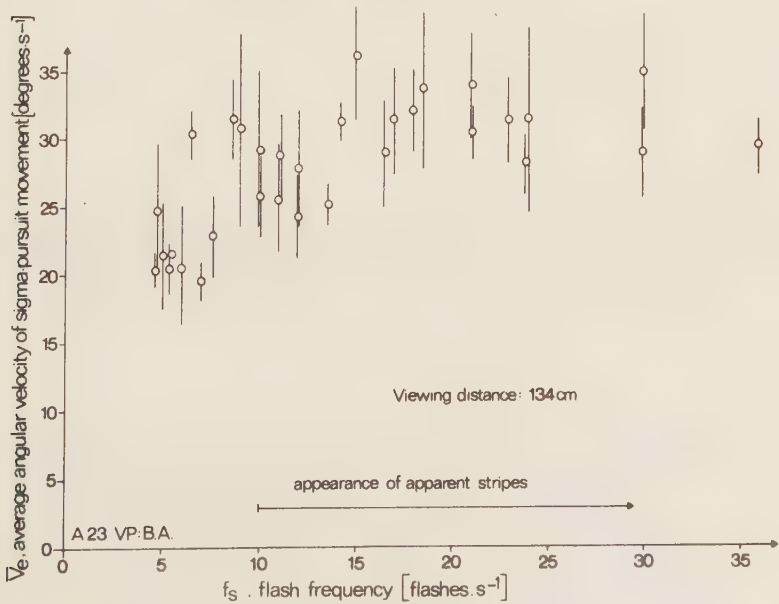
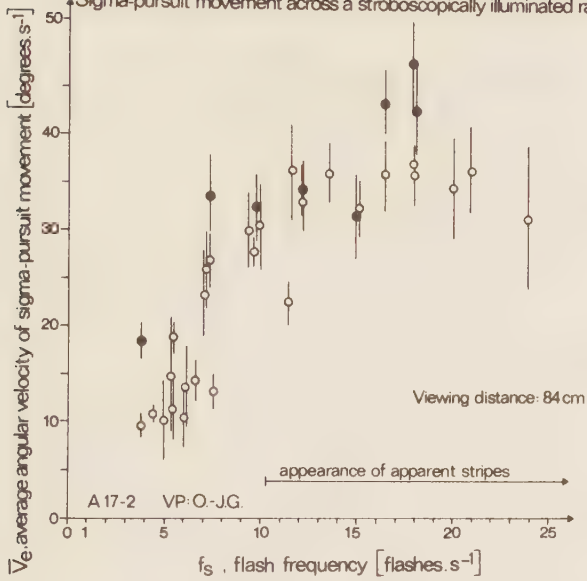


Abb. 42. Legende siehe S. 80.

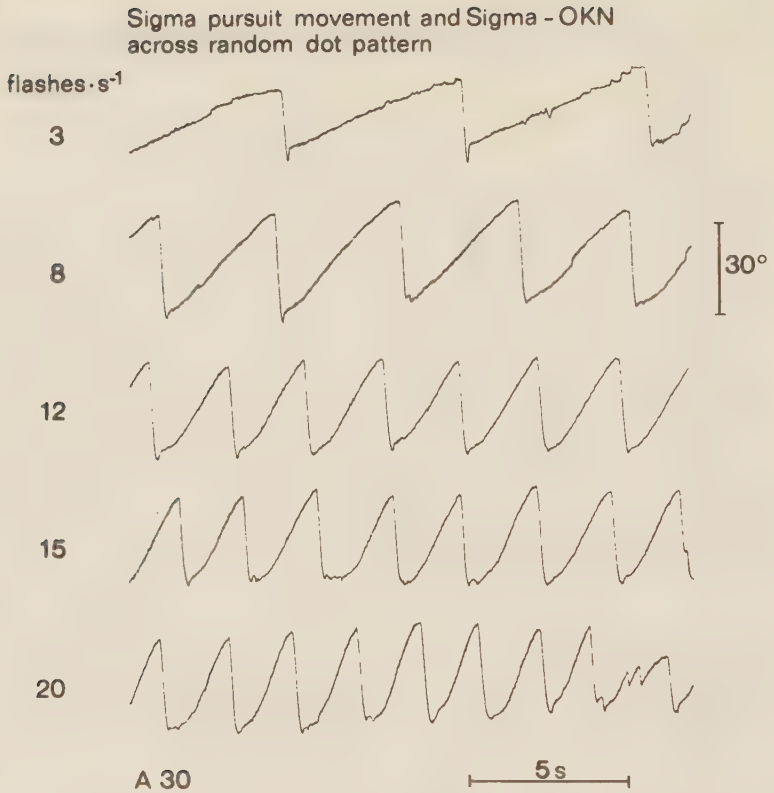


Abb. 43. EOG-Registrierungen horizontaler Sigma-Folgebewegungen über das random dot-Muster. Messungen bei verschiedenen Blitzfrequenzen f_s . Sigma-OKN bei 12 Blitzen/s. Die Scheinstreifen erscheinen bei Blitzfrequenzen $> 9,5$ Blitze/s. (ADLER und GRÖSSER, 1979 c)

Abb. 42. A: Sigma-Folgebewegungen über ein stroboskopisch beleuchtetes random dot-Muster. Abhängigkeit der mittleren Winkelgeschwindigkeit V_e von der Blitzfrequenz. Dunkle Punkte zeigen Daten aus Messungen, bei denen die Versuchspersonen die Augenfolgebewegungen mit höherer Geschwindigkeit initiierten. Die vertikalen Striche zeigen die Abweichungen vom aus 12-15 Einzelwerten errechneten Mittelwert (EOG-Registrierungen siehe Abb. 45). (ADLER und GRÖSSER, 1979 c)

B: Dasselbe Experiment wie in Abb. 42 A mit einer anderen Versuchsperson. Die mittlere Augengeschwindigkeit V_e hing bei dieser Versuchsperson nur sehr wenig von der Blitzfrequenz f_s ab. (ADLER und GRÖSSER, 1979 c)

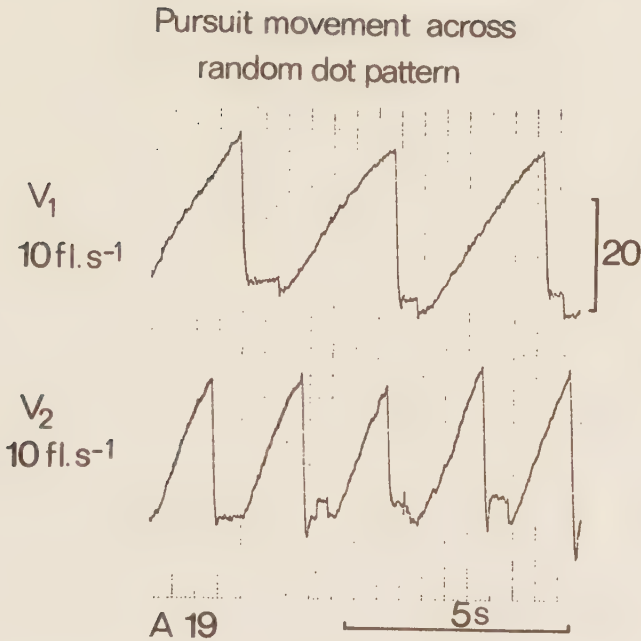


Abb. 44. Sigma-Folgebewegungen über ein random dot-Muster bei 10 Blitzen/s. Zwei unterschiedliche initiiierende Augengeschwindigkeiten (V_1 , V_2), die zu unterschiedlichen Winkelgeschwindigkeiten der Sigma-Folgebewegungen führten.
(ADLER und GROSSER, 1979 c)

Sigma pursuit movement across random dot pattern. Different initiation speed.

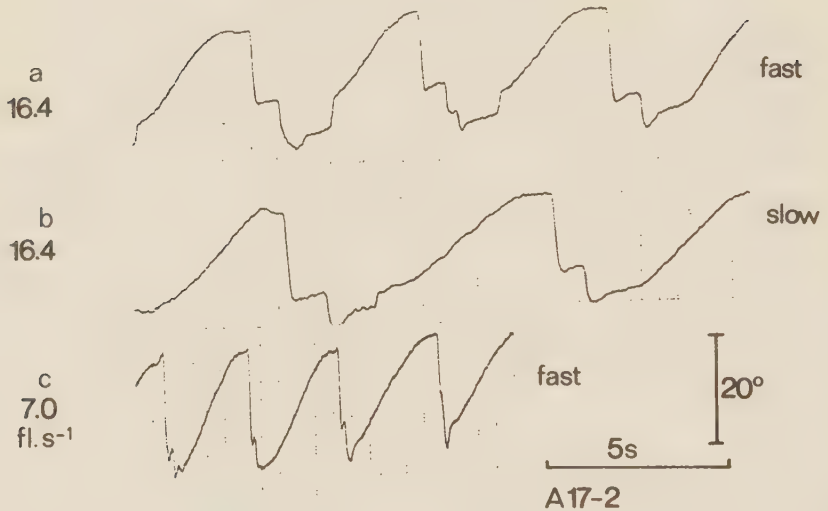


Abb. 45. EOG-Registrierung der Sigma-Folgebewegung über das random dot-Muster des Experimentes Abb. 42 A, bei verschiedener initialer Augengeschwindigkeit ($f_s = 16,4$ bzw. $7,0$ Blitze/s).

Sigma-OKN across random dot pattern

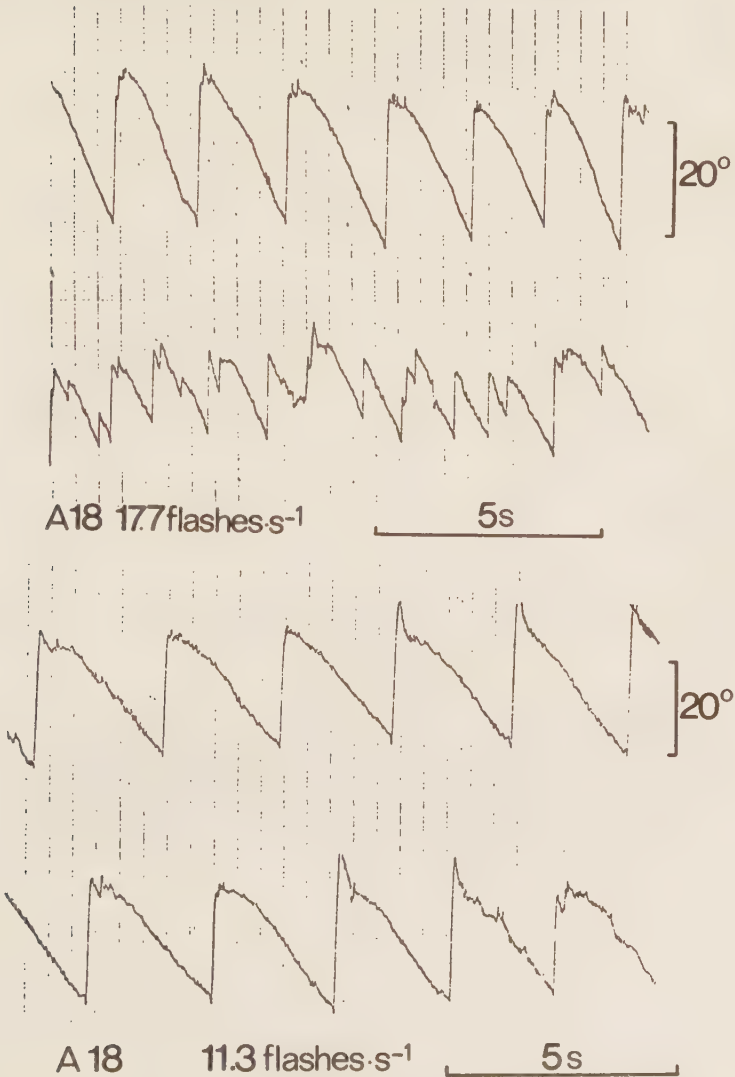


Abb. 46. EOG-Registrierungen eines Sigma-OKN über das random dot-Muster. Die Amplitude des Nystagmus konnte willkürlich geändert werden.
a) Blitzfrequenz 17,7 Blitze/s (ADLER und GROSSER, 1979 c)
b) Blitzfrequenz 11,3 Blitze/s

Effect of flash frequency on visibility of Alpha - stripes :
moving random dot pattern, movement during flash train
velocity 18 degrees · s⁻¹
flash train duration 1 second and 0.5 second

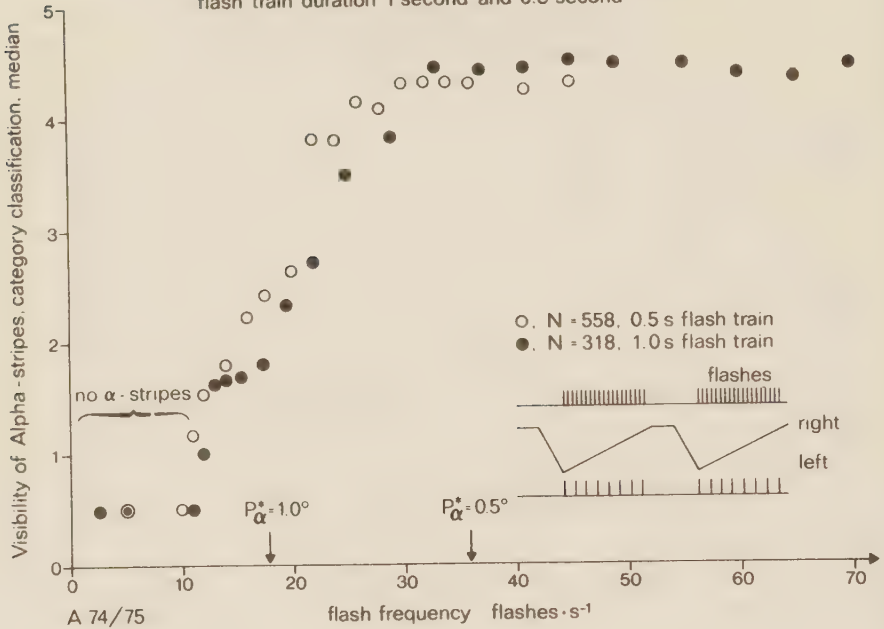


Abb. 47. Effekt der Blitzfrequenz (Abszisse) auf die Sichtbarkeit der Alpha-Streifen, die in einem stroboskopisch beleuchteten, während der Blitzphase bewegten random dot-Muster auftreten. Reizmuster nur während Bewegung nach rechts sichtbar. Geschwindigkeit 18°/s; Dauer einer Blitzserie 0,5 s und 1 s. Die Sichtbarkeit der Alphastreifen wurde mittels einer kategorischen Klassifikation (Median von 10 Werten, Ordinate) geschätzt.
(ADLER et al., 1981 c)

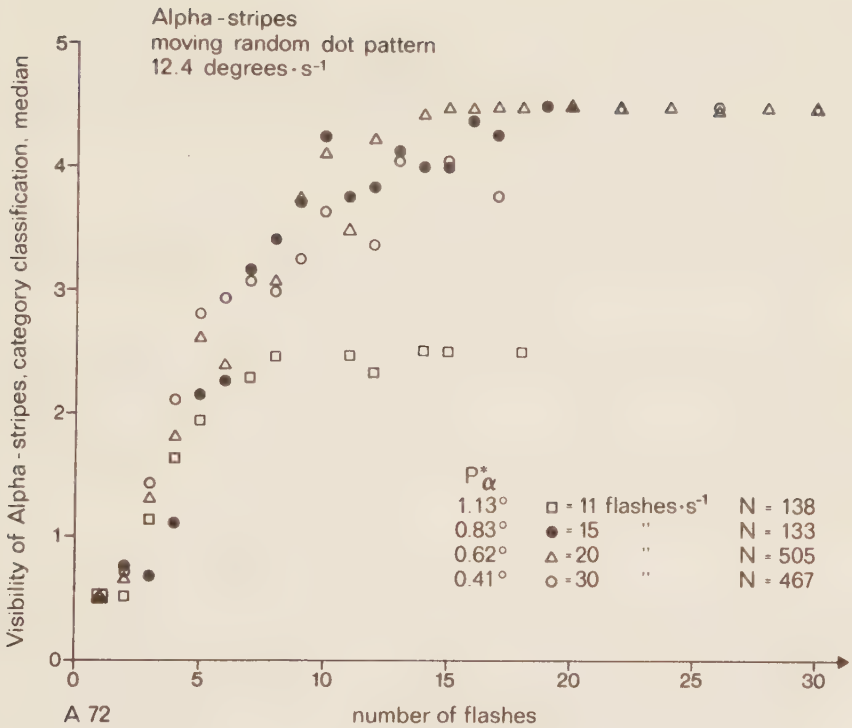


Abb. 48. Abhängigkeit der Sichtbarkeit der Alpha-Streifen (Ordinate, wie in Abb. 47) von der Anzahl der Blitze in einer Blitzserie (Abszisse). Vier verschiedene Blitzfrequenzen f_s . Winkelgeschwindigkeit des stroboskopisch beleuchteten Musters 12,5°/s. (ADLER et al., 1981 c)

Wie schon beschrieben, war die Sichtbarkeit der Alpha-Streifen gerade über der Frequenzschwelle von 9,5-10 Blitzen/s sehr gering. Bei 11 Blitzen/s konnten die Versuchspersonen keinen Wert größer als Kategorie "2" für die Sichtbarkeit der Alpha-Streifen angeben. Unter diesen Bedingungen war die beste Sichtbarkeit bei 6 Blitzen pro Blitzserie erreicht.

Beim Schätzen der Alpha-Streifen-Sichtbarkeit mit Hilfe der Maskierungsmethode (s. METHODE) erhielten wir im wesentlichen dieselben Ergebnisse wie in den Versuchen mit kategorischer Einteilung (Abb. 49, 50, 51).

Die Variationsbreite der Daten (Abb. 51) mag teilweise mit der Abhängigkeit der Sichtbarkeit der Alpha-Streifung von P_{α}^* zusammenhängen, was im nächsten Abschnitt erörtert wird.

Ferner war zu beobachten, daß die Breite des Reizfeldes schmäler wurde, wenn die maskierende Leuchtdichte I_m abnahm (s. Abb. 52).

6.3.4 Abhängigkeit der Deutlichkeit der Alpha-Streifen von der Periode

Wenn die Blitzfrequenz und die Dauer der Blitzfolge, während welcher das bewegte random dot-Muster sichtbar war, konstant gehalten wurden und die Winkelgeschwindigkeit V_s der Reizverschiebung verändert wurde, nahm P_{α}^* bei steigender V_s (gemäß Gl. (5) und (7)) zu (Abb. 53). Auch hierbei wurden die Versuchspersonen wiederum gebeten, die Deutlichkeit der Alpha-Streifen zu schätzen. Die größte Deutlichkeit der Alpha-Streifen lag bei einer räumlichen Periode P_{α}^* zwischen $0,4$ und $0,7^\circ$. Wenn $P_{\alpha}^* < 0,3^\circ$ war, konnten bei abnehmender Periodenbreite immer weniger Alpha-Streifen gesehen werden. Wenn $P_{\alpha}^* 0,2^\circ$ betrug, war die Streifung auf die Fovea beschränkt, wenn $P_{\alpha}^* < 0,16^\circ$ war, d.h. kleiner als zweimal die Punktgröße der random dot-Struktur war, konnten keine Alpha-Streifen mehr gesehen werden. Die maximale Empfindlichkeit für das Erkennen von Alpha-Streifen entsprach damit unter Berücksichtigung der sehr niedrigen durchschnittlichen Leuchtdichte in unseren Experimenten (c.f. METHODE) der für das Erkennen periodischer Sinus- oder Rechteckmuster bekannten (z.B. SCHÖBER und HILZ, 1965; ROBSON, 1966; van NES und BOUMAN, 1967). Entsprechende Versuche unter Anwendung maskierender Leuchtdichte erbrachten auch hierbei wieder kaum abweichende Ergebnisse (Abb. 54, 55).

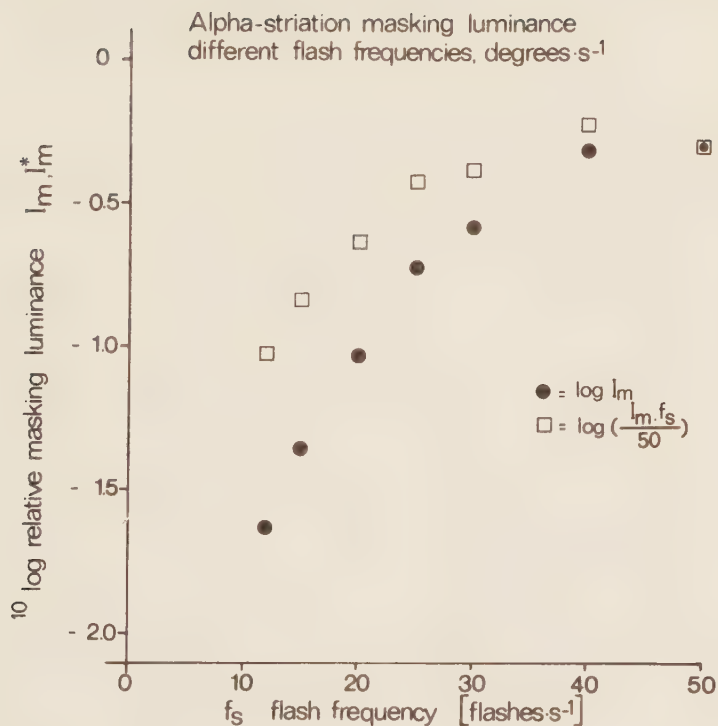


Abb. 49. Sichtbarkeit der Alpha-Streifen (Ordinate, Mittel von $10 \log$ -Werten maskierender Leuchtdichte) bei verschiedenen Blitzfrequenzen (Abszisse).
(ADLER et al., 1981 c)

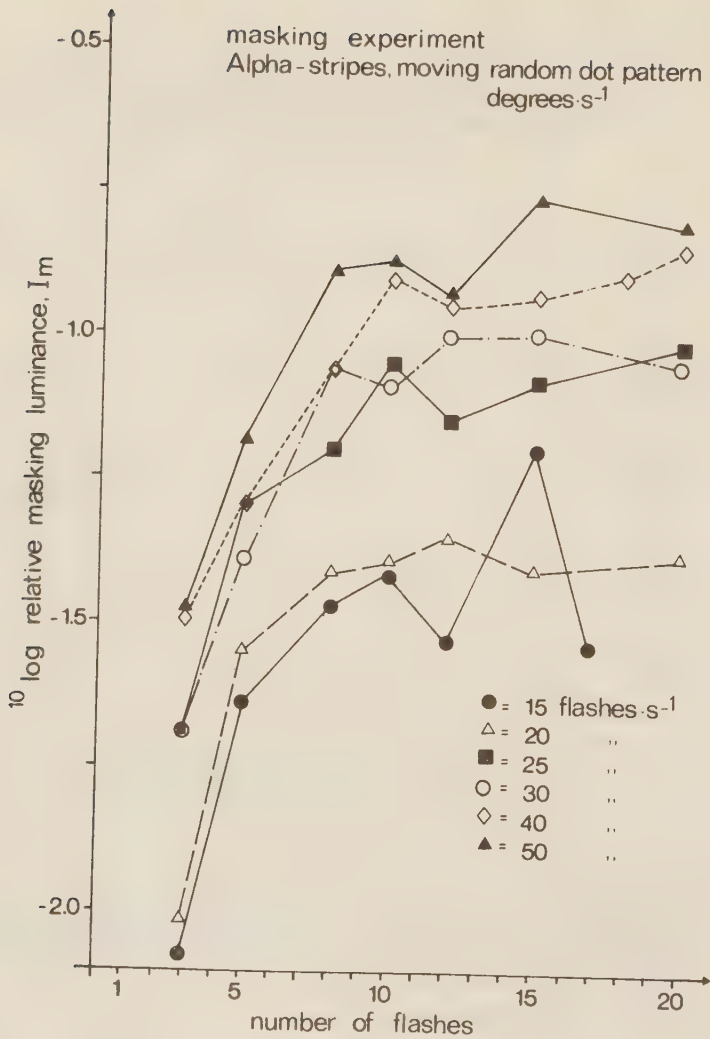


Abb. 50. Sichtbarkeit der Alpha-Streifen (Ordinate, wie in Abb. 49) in Abhängigkeit von der Anzahl an Blitzen in einer Blitzserie.
(ADLER et al., 1981 c)

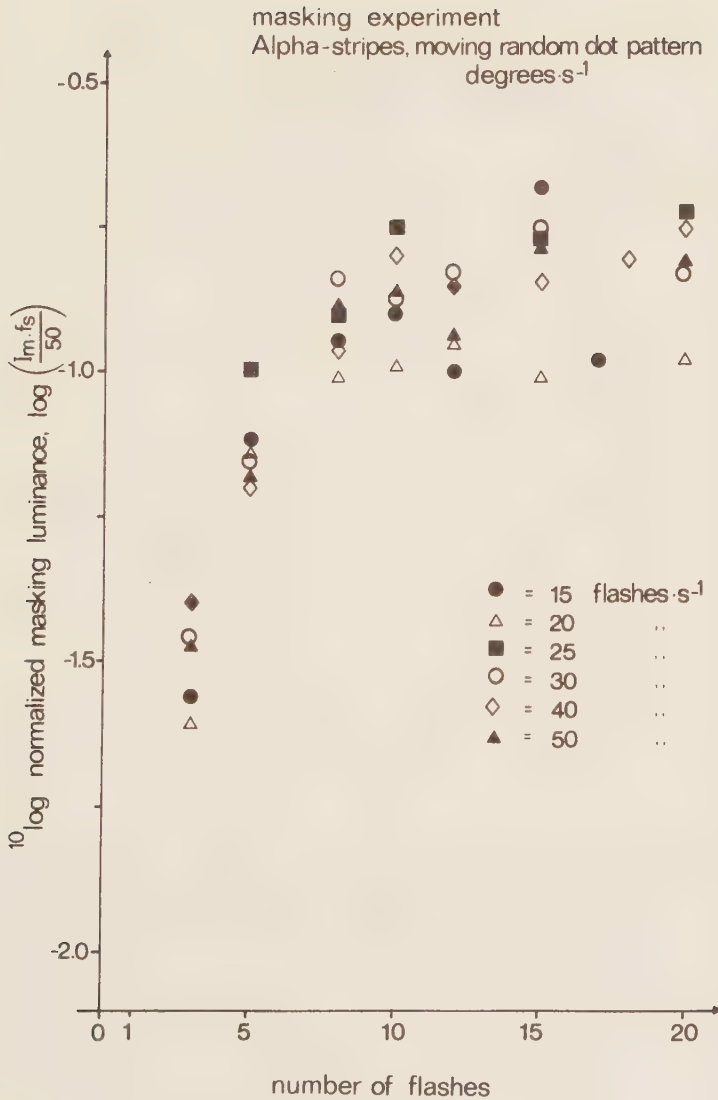


Abb. 51. Selbe Werte wie in Abb. 50, maskierte Leuchtdichte normalisiert relativ zur zeitgemittelten Leuchtdichte der Blitzserien.
(ADLER et al., 1981 c)

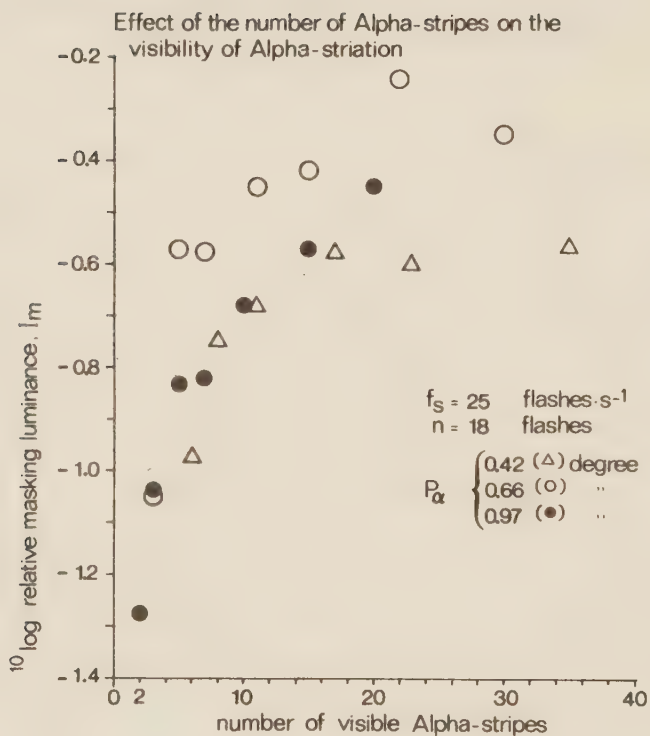


Abb. 52. Die Sichtbarkeit der Alpha-Streifen (Ordinate, wie in Abb. 49) ist eine Funktion der Zahl gleichzeitig sichtbarer Alpha-Streifen (Abszisse). Die horizontale Breite des Fensters, durch welches die Alpha-Streifen sichtbar sind, wurde schrittweise geändert. Verschiedene Werte für P_α^* . (ADLER et al., 1981 c)

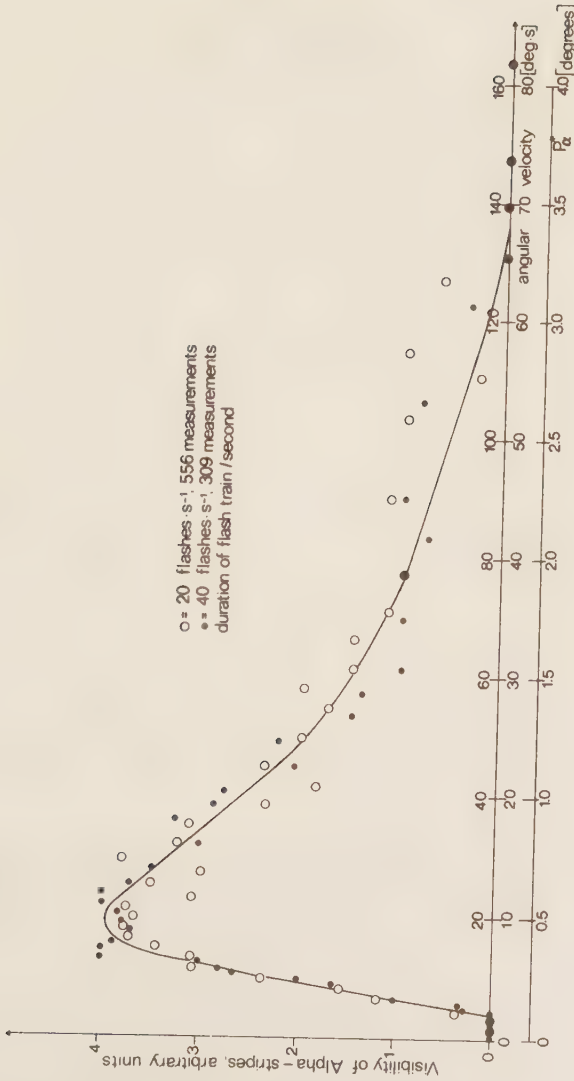


Abb. 53. Abhängigkeit der Sichtbarkeit der Alpha-Streifen (Ordinate) von der Winkelgeschwindigkeit bzw. der Periode P_{α}^* (Abszisse) bei zwei verschiedenen Blitzraten (20 und 40 Blitze/s). Dauer einer Blitzserie 1 s. Aufgetragen sind die algebraischen Mittelwerte der subjektiven "Deutlichkeit der Alpha-Streifen" auf der Ordinate.

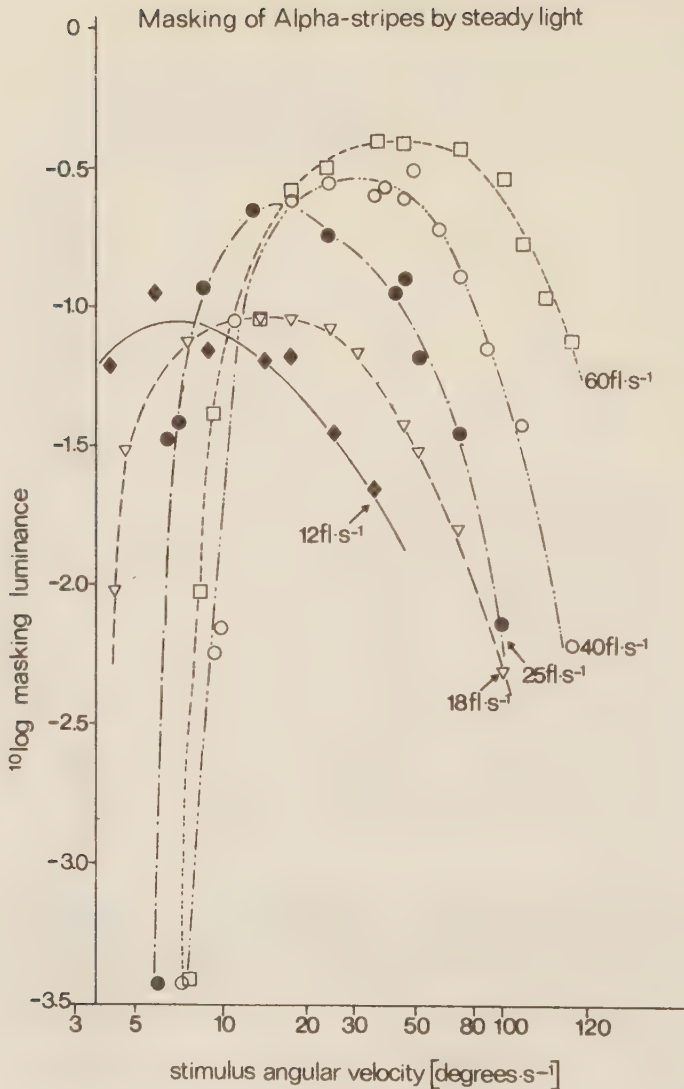


Abb. 54. Maskieren der Alpha-Streifen durch konstantes, diffuses Licht. Die maskierende Leuchtdichte (Mittel von 10 Messungen) ist auf der Ordinate in $10\log$ -Einheiten ("0" = $120 \text{ cd}\cdot\text{m}^{-2}$) aufgetragen. Die maskierende Leuchtdichte ist eine Funktion der Winkelgeschwindigkeit des Reizes (Abszisse). Fünf verschiedene Blitzfrequenzen. Die durchschnittliche Leuchtdichte des random dot-Musters gemessen bei 20 Blitzen/s betrug $1,5 \text{ cd}\cdot\text{m}^{-2}$. (ADLER et al., 1981 c)

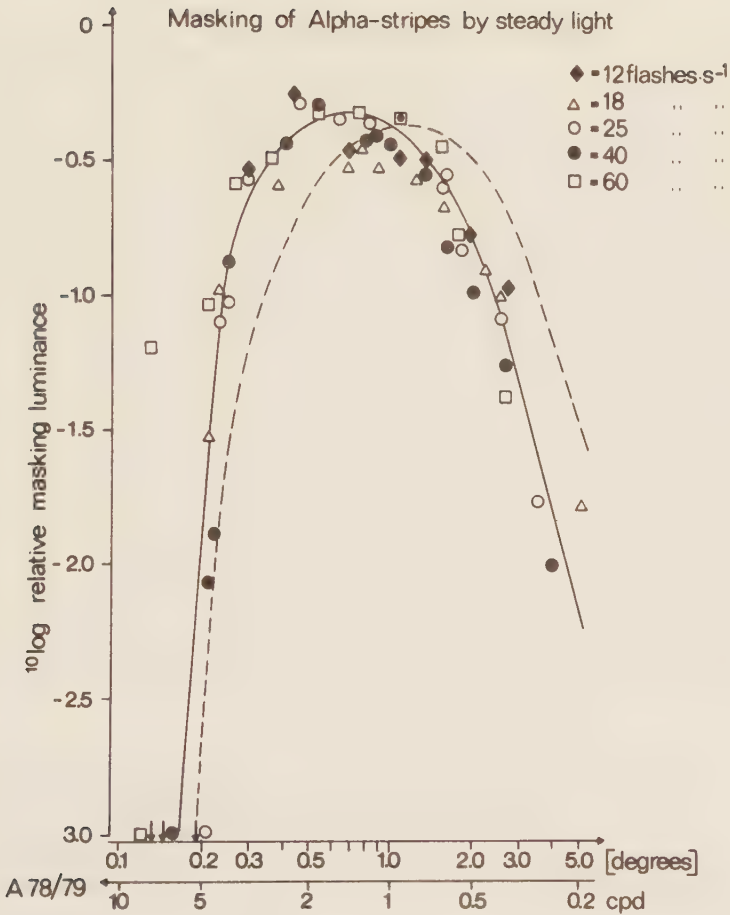


Abb. 55. Relative maskierende Leuchtdichte (Ordinate, $10 \log$ -Einheiten), aufgetragen als Funktion der Periode (Abszisse) und der räumlichen Frequenz der Alpha-Streifen (c/Grad). Die Daten der Abb. 53 wurden angeglichen an dieselbe zeitgemittelte Leuchtdichte der Blitzserien. Die durchlaufende Linie ist aus zwei quadratischen linearen Regressionen zusammengesetzt, berechnet aus den Werten, die für P_{α}^* zwischen 0,1 und 0,7° und zwischen 0,75 und 5° erhalten wurden. (ADLER et al., 1981 c)

6.4 Kontrollexperimente zur Entstehung der Alpha-Streifen

6.4.1 Zeitliches Verrauschen der Blitzfolgen

Der Einfluß, den eine zufällige Variation der Blitzintervalle einer konstanten Frequenz hat, die ein periodisches Streifenmuster während der Sigma-Bewegung beleuchtet, wurde bereits in früheren Arbeiten (BEHRENS und GRÖSSER, 1978, 1979) beschrieben. Im Verlauf dieser Versuchsreihe wurde getestet, ob Blitzraten zunehmender Irregularität die Sigma-Bewegung und die Alpha-Streifung beeinträchtigten. Wir nahmen gemittelte Blitzraten von 12,5, 20, 30 und 40 Blitzen/s. Die Blitzfolge wurde mittels eines Computerprogramms generiert und auf einem Tonband gespeichert. Die Intervalle streuten um einen mittleren Wert gemäß einer GAUSS'schen Verteilung. Die Standardabweichung der GAUSS'schen Verteilung wurde schrittweise erhöht. Hierbei wurden also nicht mehr wie bei den gleichmäßigen periodischen Blitzfolgen identische retinale Reize von Blitz zu Blitz wahrgenommen. Bis zu einem Variationskoeffizienten c.v. von 0,20 (c.v. = Standardabweichung/mittleres Blitzintervall) konnten die Versuchspersonen unabhängig von der getesteten Blitzfrequenz keine Änderung in der Erscheinung der Alpha-Streifen feststellen, sie waren sehr klar zu sehen und zeigten keinen Wechsel in ihrer Periodizität P_{α}^* . Die Werte für P_{α}^* lagen bei diesen Versuchen zwischen 0,65 und 2,1°. Wenn c.v. zwischen 0,25 und 0,40 lag, waren die Alpha-Streifen immer noch sichtbar, jedoch die Distanz zwischen aufeinanderfolgenden Alpha-Streifen schien ziemlich unregelmäßig und verschwommen zu sein (Abb. 56, 57).

6.4.2 Alpha-Streifen bei zeitlich verzögerten dichoptischen random dot-Mustern

Es wurde getestet, ob dasselbe random dot-Muster, das jedem Auge einzeln zu verschiedenen Zeiten gezeigt wurde, eine andere vertikale Streifung zeigte als bei binocularer Reizung. Zwei voneinander unabhängige, identische Bilder derselben random dot-Struktur wurden mit Hilfe einer Doppel-Projektionstechnik und gekreuzten Polarisationsfiltern (c.f. METHODE) auf der linken und der rechten Retina der Versuchspersonen generiert. Wie oben beschrieben, wurden die Versuchsbedingungen umgekehrt, d.h. über das stationäre, stroboskopisch beleuchtete random dot-Muster führte die Versuchsperson Augenfolgebewegungen mit einer konstanten Winkelgeschwindigkeit aus. Bei Blitzfrequenzen ≥ 10 Blitzen/s wurden die Alpha-Streifen sich in Richtung der Augenfolgebewegung fortbewegend gesehen (ADLER und GRÖSSER, 1979 c, d). Die räumliche

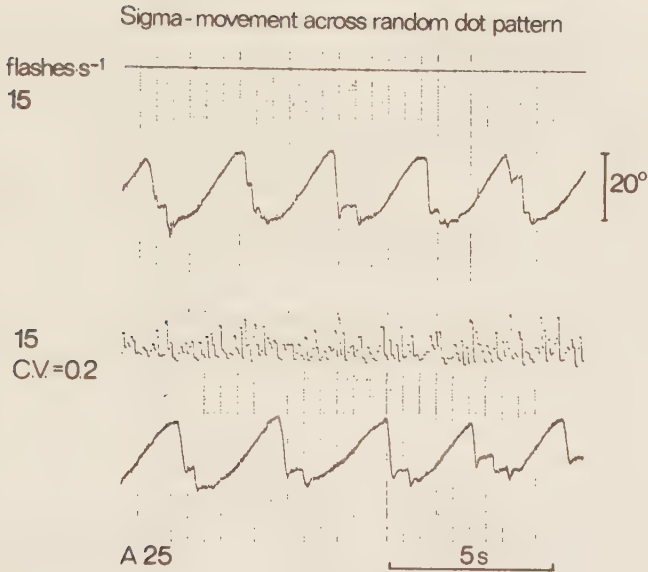


Abb. 56. Selbes Experiment wie in Abb. 42 A. EOG-Registrierungen der Sigma-Folgebewegungen über das random dot-Muster, bei periodischen Blitzen der Rate 15 Blitze/s (oben) und bei unregelmäßigen Blitzfolgen der Blitzrate 15 Blitze/s mit einer Gauss'schen Intervallverteilung mit dem Variationskoeffizienten $c.v. = 0,2$ (unten).

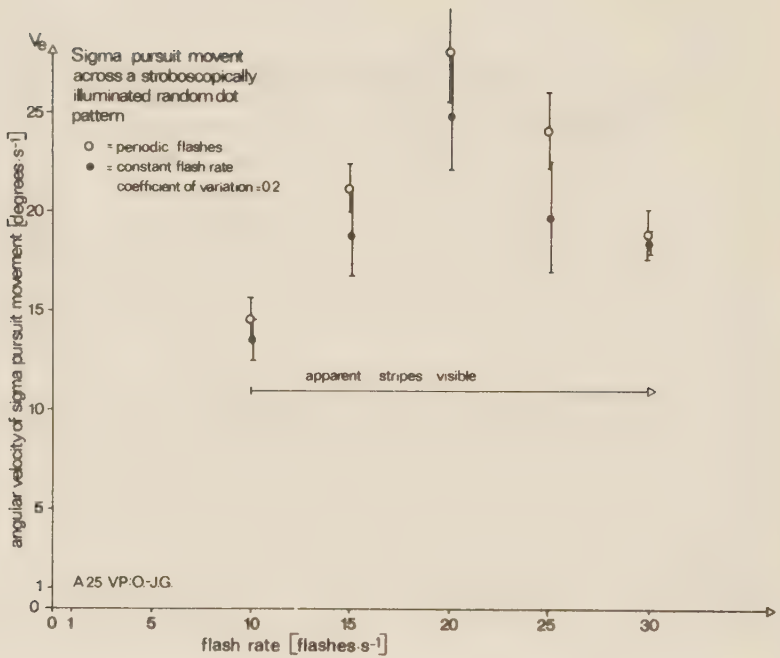


Abb. 57. Dasselbe Experiment wie in Abb. 42 A. Vergleich der Winkelgeschwindigkeit V_e der Sigma-Folgebewegungen bei verschiedenen Blitzraten (Abszisse) mit periodischen Blitzen (○) und mit unregelmäßigen Blitzfolgen einer konstanten mittleren Blitzrate (●). (ADLER et al., 1981 a)

Periode P_{α}^* entsprach der nach Gl. (5) erwarteten, wenn beide Retinae simultan gereizt wurden.

Bei einer Verzögerung von $\Delta t < 1/f_s$ zwischen den mit dem rechten und dem linken Auge gesehenen Blitzen sahen die Versuchspersonen die Alpha-Streifen entlang einer von der Projektionsebene weggerichteten Linie entweder von der Versuchsperson weg oder auf sie zu laufen. Dieser stereoskopische Effekt war abhängig von Δt und kann als ein "interner" MACH-DVORAK-Effekt gewertet werden (DVORAK, 1872; MACH, 1905) (Abb. 58, 59).

Wenn alternierende binoculare Reize gleicher Frequenz f_s angewendet wurden, die jedoch eine Phasenverschiebung von $1/2 f_s$ hatten, wurde die Periode P_{α}^* der Alpha-Streifen auf die Hälfte reduziert, d.h. die räumliche Frequenz der Streifung verdoppelte sich.

6.4.3 Augenfolgebewegungen über ein aperiodisches Muster

Um herauszufinden, ob die Alpha-Streifen auch entstehen, wenn Augenfolgebewegungen über ein aperiodisches Muster ausgeführt werden, wurde ein sogenanntes "Primzahlenmuster" entworfen: Die Werte der Streifen- und Streifenzwischenraumbreiten hatten nur Primzahlen, die nach dem Zufallsprinzip gemischt waren, zugrunde liegen. Wie Abb. 60 zeigt, konnten die Versuchspersonen auch bei Augenfolgebewegungen über dieses Muster bzw. bei einer gleichmäßigen Hin- und Herbewegung des Musters bei fixiertem Blick Alpha-Streifen wahrnehmen, deren Periode P_{α}^* dem Wert der Gl. (5) nahezu entsprach.

6.4.4 Augenfolgebewegungen über ein leeres Flickerfeld

Wenn eine leere, reflektierende Leinwand stroboskopisch mit Blitzraten zwischen 5 und 20 Blitzen/s beleuchtet wurde, nahmen die Versuchspersonen die bekannten Flickermuster (c.f. van de GRIND et al., 1973) wahr. Diese Flickermuster variierten beträchtlich zwischen den einzelnen Versuchspersonen. Die meisten Versuchspersonen konnten ebenso ein entoptisches Bild der Fovea centralis sehen (von HELMHOLTZ, 1866). Das Gebiet der Fovea centralis war entweder heller oder dunkler als die direkte Umgebung, abhängig von der Blitzfrequenz und dem Adaptationsniveau. Wenn die Versuchsperson die seitlichen Grenzen des entoptischen Bildes der Fovea centralis willentlich fixierte, entstanden Augenfolgebewegungen (Abb. 61). Diese Bewegungen wiederum riefen

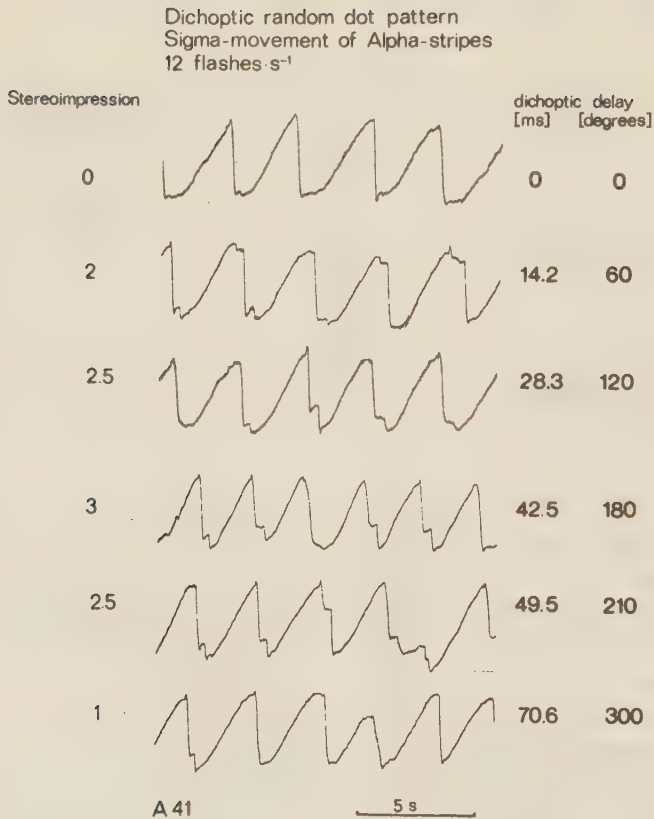


Abb. 58. Registrierungen von Sigma-Bewegungen der Alpha-Streifen des dichoptischen random dot-Musters bei zunehmender Verzögerung der dichoptischen Reize gegeneinander (in Millisekunden und Grad, rechte Bildseite). Der Stereoeindruck (linke Seite) nahm zunächst zu und erreichte bei 180° (= alternierende Reizung) ein Optimum, um dann wieder abzufallen.

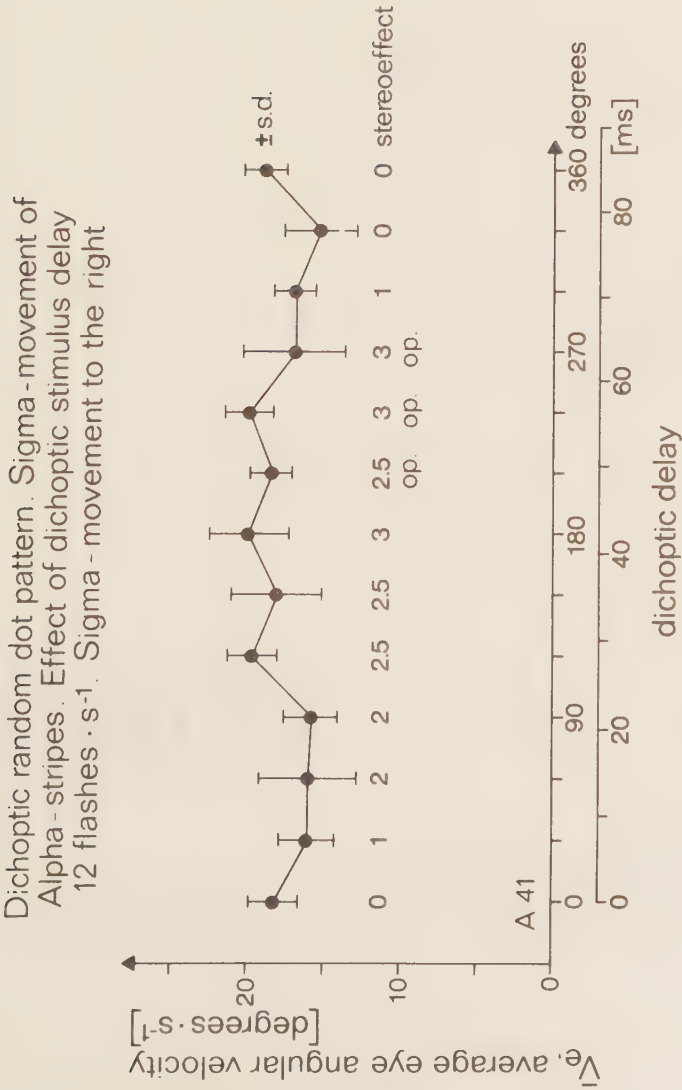


Abb. 59. Abhängigkeit der Augengeschwindigkeit V_e (Ordinate) der Sigma-Bewegung des random-dot-Musters von der Verzögerung der dichoptischen Reize (in Grad und Millisekunden, Abszisse). Blitzfrequenz 12 Blitze/s. Sigma-Bewegung nach rechts. Die vertikalen Balken geben die Standardabweichung an. Klassifizierung des Stereoeffektes siehe Text.

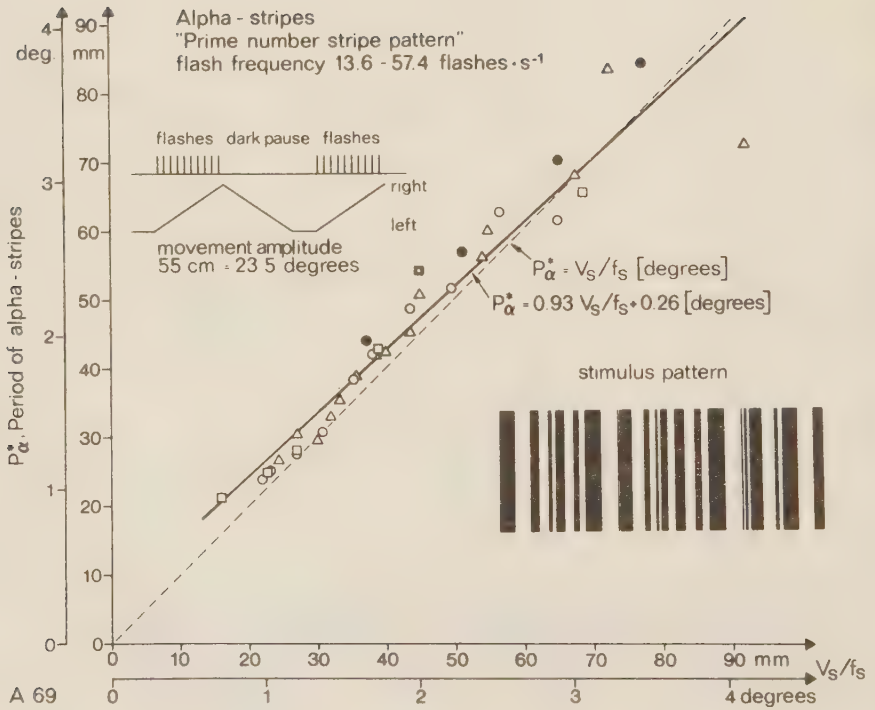


Abb. 60. Abhängigkeit der Periode P_{α}^* der Alpha-Streifen von V_S/f_S bei Bewegung eines aperiodischen "Primzahlenmusters" (siehe Text).

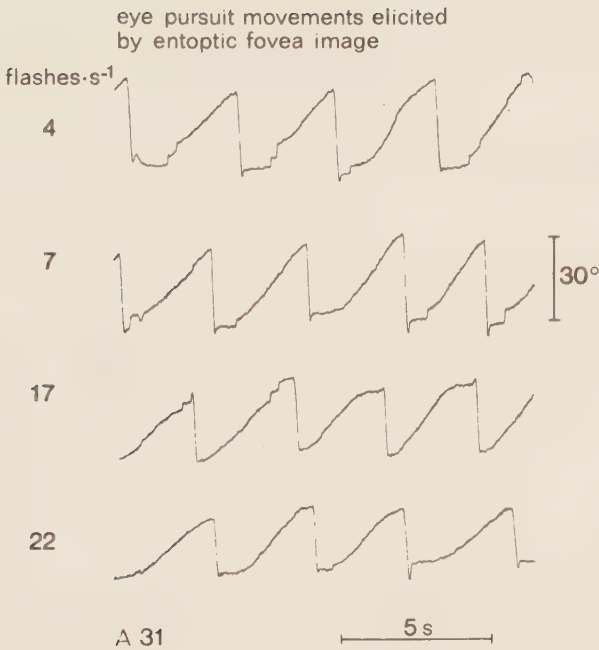


Abb. 61. EOG-Registrierungen von Folgebewegungen, die ausgelöst wurden durch Fixation des rechten Randes des entoptischen Bildes der Fovea centralis, welches auf einer weißen Leinwand (49° Größe) zu sehen war, die mit homogenem, stroboskopischem Licht beblitzt wurde. Verschiedene Blitzfrequenzen f_s . (ADLER und GRÜSSER, 1979 c)

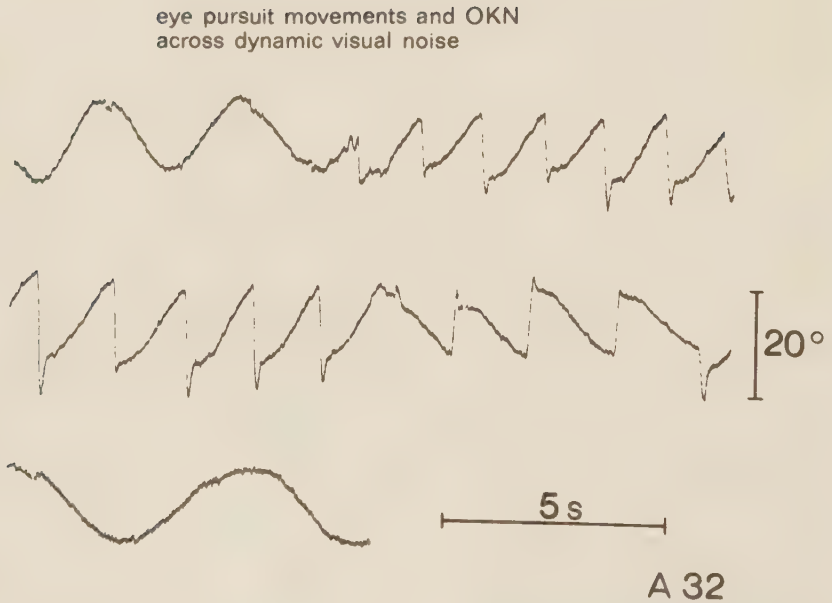


Abb. 62. EOG-Registrierungen von horizontalen Augen-Pendelbewegungen und OKN, hervorgerufen durch intendierte Bewegungen über das dynamische visuelle Rauschen eines TV-Schirmes (26 x 20°, Entfernung 103 cm).
(ADLER und GROSSER, 1979 c)

eine Scheinbewegung des entoptischen Bildes der Fovea und der Flickermuster *in* Richtung der Augenbewegung hervor. Die mittlere Geschwindigkeit der Augenfolgebewegungen V_e war in diesen Experimenten unabhängig von der Blitzfrequenz f_s , so lange, wie das entoptische Bild der Fovea centralis sichtbar war ($3 \leq f_s \leq 20$ Blitze/s). Wahrscheinlich korrespondieren die in diesem Experiment hervorgerufenen Augenfolgebewegungen mit denen, die durch foveale oder parafoveale Nachbilder entstehen (KOMMERELL und KLEIN, 1971; KOMMERELL und TAUMER, 1972; HEYWOOD und CHURCHER, 1971, 1972).

6.4.5 Augenfolgebewegungen und optokinetischer Nystagmus über ein dynamisches visuelles Rauschen

WARD und MORGAN (1978) zeigten, daß eine Scheinbewegung wahrgenommen wird, wenn Augenfolgebewegungen über ein dynamisches zweidimensionales Rauschmuster ausgeführt werden. In ihrer Studie wurden horizontale Pendelbewegungen über das visuelle zweidimensionale Punktrauschen eines TV-Schirmes untersucht. Wir benutzten denselben Aufbau (TV-Schirm in 103 cm Entfernung, $26 \times 30^\circ$ Größe), aber unsere Versuchspersonen wurden gebeten, nicht nur horizontale Pendel-Folgebewegungen auszuführen, sondern der *in* Richtung der Augenbewegungen ausgelösten Scheinbewegung solange wie möglich zu folgen und dann, wie beim optokinetischen Nystagmus, wieder das Auge mit einer Saccade "zurückzusetzen". Die Geschwindigkeit der langsamen Phase des so ausgelösten "willkürlichen" OKN hing wesentlich von der initialen Geschwindigkeit der induzierenden Augenbewegungen und der Aufmerksamkeit der Versuchsperson ab (Abb. 62). In einem nächsten Schritt wurde untersucht, ob diese Art der Bewegungswahrnehmung und des OKN, hervorgerufen durch Augenbewegungen über ein dynamisches visuelles Rauschmuster, auch bei intermittierender Stimulation vorhanden war. Zu diesem Zweck schaute die Versuchsperson monocular durch eine rotierende Sektorenscheibe mit zwei Öffnungen, die einem 45° Feld entsprachen, auf den TV-Schirm. Das erzeugte ein Reiz-Dunkelheit-Verhältnis von 1:4. Reizfrequenzen zwischen 2 und 9 Reizen/s wurden untersucht. Auch unter diesen experimentellen Bedingungen erschienen Folgebewegungen und eine entsprechende Scheinbewegung *in* Richtung der Augenbewegung, aber die oben beschriebenen Scheinstreifen konnten nicht wahrgenommen werden.

Wenn beim binocularen Betrachten des Rauschens auf einem TV-Schirm die Reizleuchtdichte durch einen neutralen Graufilter auf einem Auge abgeschwächt wird, kann ohne Augenbewegungen eine Scheinbewegung wahrgenommen werden

(ROSS, 1974; TYLER, 1974). Wenn zusätzlich Augenfolgebewegungen ausgeführt werden, steigt die Geschwindigkeit der Scheinbewegung in Richtung der langsamen Augenfolgebewegungen, während sie in die entgegengesetzte Richtung abnimmt. Es kann ein horizontaler OKN ausgelöst werden; seine Richtung ist abhängig von der initiiierenden Augenbewegung.

Wenn der TV-Schirm mit einem Auge auf dem Kopf stehend gesehen wurde, erschien ein diffuser Stereoeindruck. Ein zusätzlich vor ein Auge gesetzter neutraler Graufilter führte beim Fixieren eines stationären Punktes nicht zu einer spontanen Bewegungswahrnehmung. Eine Sigma-Bewegung erschien jedoch in Richtung der langsamen Augenfolgebewegungen, wenn selbige über das Stereorauschmuster initiiert wurden.

6.4.6 Binoculare Interaktionsexperimente mit Alpha-Streifen

Nach der oben beschriebenen zeitlichen Verzögerung der dichoptischen Reize wurden weitere binoculare Interaktionsexperimente durchgeführt, um herauszufinden, ob die Alpha-Streifung im afferenten visuellen System vor oder nach der binocularen Fusion oder Stereopsis entsteht. Die im folgenden beschriebenen Experimente wurden mit bewegtem random dot-Muster und fixiertem Blick ausgeführt.

- a) Die maskierende Leuchtdichte I_m wurde zunächst beidseits monocular, dann binocular für verschiedene Werte P_α^* bestimmt. Das entsprechende Auge wurde also sowohl mit dem stroboskopisch beleuchteten random dot-Muster als auch mit dem Maskierungslicht gereizt. Bei monocularer Maskierung konnte keine signifikante Differenz zwischen beiden Augen gefunden werden (durchschnittliche Differenz ca. $0,008^{10}$ log Einheiten). Dagegen war die maskierende Leuchtdichte unter binocularen Sichtbedingungen signifikant höher ($0,14^{10}$ log Einheiten Unterschied im Durchschnitt) als unter monocularen.
- b) Durch Vorsetzen von Dove-Prismen vor beide Augen konnte eine räumliche Ausrichtung des für beide Augen identischen Reizmusters erzielt werden. Bei korrekter Einstellung der Prismen wurden normale Alpha-Streifen in der frontoparallelen Ebene gesehen. Eine symmetrische Drehung der Dove-Prismen zueinander führte dazu, daß die Alpha-Streifen in einer von der Versuchsperson fort- oder auf sie zu gerichteten Ebene gesehen wurden. Der Neigungswinkel war abhängig vom Ausmaß der Drehung der Dove-Prismen und stimmte mit dem Neigungswinkel der stroboskopisch beleuchteten, unbe-

wegen random dot-Struktur überein.

- c) Wenn der Winkel zwischen den Dove-Prismen 90° betrug, sah die Versuchsperson monocular je eine dem anderen Auge entgegengesetzte Ausrichtung der Alpha-Streifen; mit einem Auge eine vertikale, mit dem anderen eine horizontale. Die binoculare Kombination beider glich einem unregelmäßigen Schachbrettmuster, welches von einem verschwommenen Rauschen überlagert war.

7. DISKUSSION

7.1 Zur Sigma-Bewegung

Hermann von HELMHOLTZ (1866) war wahrscheinlich der erste, der annahm, daß die motorischen Befehlssignale, die die Blickbewegungen kontrollieren, ins Zentralnervensystem zurückgemeldet und mit der afferenten visuellen Information verglichen werden. Diese Idee wurde später in der Reafferenz-Efferenzkopie-Hypothese von von HOLST und MITTELSTAEDT (1950) weiter ausgearbeitet. In diesem Modell wird die Scheinbewegung eines visuellen Reizmusters vorausgesagt, wenn sich die Augen bewegen, aber der retinale Reiz stationär bleibt (ARISTOTELES-von HELMHOLTZ-Nachbildexperiment).

Ein gutes Beispiel für den Einfluß der Efferenzkopie ist die Sigma-Bewegung, die wahrgenommen wird, wenn ein räumliches periodisches Muster stroboskopisch beleuchtet wird und Augenfolgebewegungen über das Reizmuster induziert werden, mit der Geschwindigkeit, bei der der retinale Reiz von Blitz zu Blitz derselbe bleibt (STOPER, 1967; LAMONTAGNE, 1973). Wenn die Sigma-Bewegung in Richtung der Augenbewegung erscheint, kann ein Sigma-OKN ausgelöst werden, der dann die Scheinbewegung aufrechterhält (Einzelheiten s. BEHRENS und GRÜSSER, 1979).

Die Theorie der Efferenzkopie könnte in Frage gestellt werden durch das Argument, daß bei der Sigma-Bewegung immer auch eine, zwar geringe, aber dennoch vorhandene, retinale Bildverschiebung (Phi-Bewegung) eine Rolle spielen könnte. Wird die Konstante der Gleichung geringfügig kleiner als 1, entstehen retinale Fehlersignale, die durch ein entsprechendes zentrales "Verstärkungssystem" ausreichen würden, die Augen zu bewegen. Diese Hypothese hat allerdings die Schwierigkeit, daß sie ohne Rückkopplung nicht erklären kann, warum

bei einem Wechsel der Blickgeschwindigkeit die Geschwindigkeit der Augenfolgebewegung bzw. der langsamen OKN-Phase sich derart erhöht, daß das Fehlersignal (retinale Bildverschiebung) näherungsweise wieder gleich ist. Dennoch könnte ein entsprechend angepaßtes zentrales Verstärkungssystem vielleicht unter bestimmten Bedingungen auch ohne Efferenzkopie auskommen. Diese Hypothese kann jedoch auf höhere Modelle nicht mehr angewandt werden ($V_e = k \cdot P_s \cdot f_s$, $k > 1$). Darüberhinaus zeigen unsere Untersuchungen eindeutig, daß Bewegungswahrnehmungen auch zustandekommen, wenn das retinale Fehlersignal eine Bewegung entgegengesetzt zur wahrgenommenen Scheinbewegung induzieren würde. Dies wird in den Versuchen mit monocular sichtbaren zweidimensionalen random dot-Punktmustern gezeigt. Bei diesen Versuchen kommt infolge der Augenbewegung eine retinale Bildverschiebung zustande, die zur Wahrnehmung einer Gegenbewegung führen würde. Was die Versuchsperson jedoch wahrnimmt, ist eine Bewegung in Richtung der Augenfolgebewegung und nicht dieser entgegengesetzt. Dies bedeutet, daß für diesen experimentellen Fall das Bewegungssignal der Efferenzkopie "stärker" ist als jenes des retinalen Fehlersignals. Das Modell des Reafferenzprinzips ermöglicht es also, diese Scheinbewegung vorauszusagen, das Modell der zentralen Verstärkung retinaler Fehlersignale würde das Gegenteil voraussagen.

Aus diesen Versuchsergebnissen kann man schließen, daß ein retinales Reizmuster, das von Blitz zu Blitz identisch ist, keine Vorbedingung für die Wahrnehmung von Sigma-Bewegungen ist. Die Untersuchungen mit dynamischem visuellen Rauschen zeigen darüberhinaus, daß auch identische visuelle Reize im extrapersonalen Raum nicht notwendig sind, um Sigma-Bewegungen wahrzunehmen. Es scheint auszureichen, wenn die durchschnittliche statistische Struktur der Reize im Raum während der Augenbewegungen annähernd die gleiche bleibt und im übrigen über das Reizfeld homogen ist. Dann sind die Bewegungssignale, die der Efferenzkopie zuzuschreiben sind, stärker als die entgegengesetzten (oder fehlenden) retinalen Bildverschiebungssignale.

Im Unterschied zur Sigma-Bewegung von statistischen random dot-Punktmustern wird die Sigma-Bewegung, die an periodischen Streifen oder Punktmustern zu sehen ist, durch eine strenge Gesetzmäßigkeit (Gl. (1)) charakterisiert. Diese Gesetzmäßigkeit ist der Grund, warum zunächst vermutet wurde (LAMONTAGNE, 1973), daß Periodizität des Musters notwendig wäre, um Sigma-Bewegung zu erzeugen. Die Resultate mit den random dot-Stereostreifenmustern zeigen, daß

die gleichen Gesetzmäßigkeiten zustandekommen, wenn die Periodizität des Reizmusters nicht auf der linken oder rechten Retina vorhanden ist, sondern erst im Gehirn, also auf der cyclopischen Retina generiert wird. Da die Periodizität dieses Musters erst sichtbar wird, wenn ein Neuronensystem aktiviert wird, das in der Area 17 oder 18 liegt (binoculare Fusion und Stereopsis; s. EINLEITUNG), kann aus den in Kapitel 4 geschilderten Daten geschlossen werden, daß eine Interaktion von Efferenzkopie und afferentem visuellen Informationsfluß entweder nur oder wenigstens auch auf corticalem Niveau erfolgt, und zwar in einem Neuronensystem im Bereich der binocularen Fusion oder auf einer höheren Ebene.

Der Interaktionsprozeß zwischen Efferenzkopie und Reafferenz (Abb. 63) berücksichtigt offensichtlich nicht die individuellen retinalen Signale, sondern mittelt die retinalen Afferenzen über einige 100 ms. Nur so können die Resultate erklärt werden, die aus den Experimenten stammen, in denen Blitzfolgen mit einer verrauschten Intervallverteilung appliziert wurden.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß eine Interaktion von Efferenzkopie und afferenten visuellen Signalen auf verschiedenen Ebenen innerhalb des ZNS erfolgt. Die in dieser Arbeit geschilderten Resultate mit Stereostreifen schließen eine Interaktion "unterhalb" des binocularen Mechanismus für Fusion und Tiefsehen keineswegs aus, jedoch könnten alle bisher bekannten Befunde über Sigma-Bewegung (Zusammenfassung s. BEHRENS und GRÜSSER, 1979; ADLER et al., 1981 a, b; GRÜSSER, 1983) durch einen corticalen Interaktionsmechanismus erklärt werden. Ein möglicher Kandidat für eine Interaktion von Bewegungskommandos und afferentem Signalfluß aus den visuellen Rezeptoren ist der Parietallappen. Vor einiger Zeit konnten BUETTNER et al. (1981) in der Tat auch zeigen, daß Patienten mit einer Läsion des Parietallappens nicht mehr in der Lage sind, Sigma-Folgebewegungen oder einen Sigma-OKN auszuführen.

7.2 Zur Entstehung der Alpha-Streifen

Sowohl Augenfolgebewegungen über ein stationäres, stroboskopisch beleuchtetes random dot-Muster ohne verborgene Stereostreifenstruktur als auch die Beobachtung eines bewegten, stroboskopisch beleuchteten random dot-Musters mit fixiertem Blick führten zu einer neuronalen Reorganisation der durch visuelles Rauschen hervorgerufenen afferenten visuellen Signale. Oberhalb von 9,5

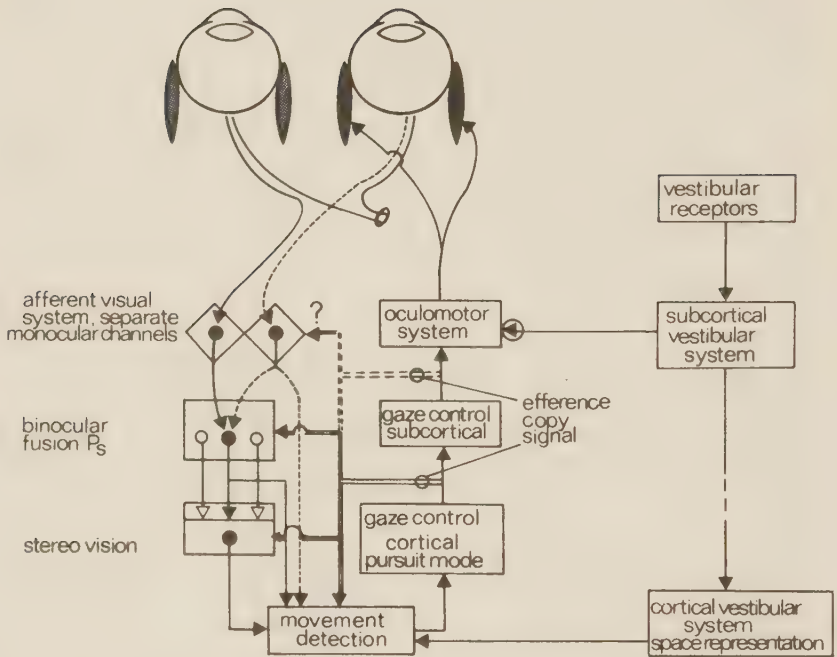


Abb. 63. Blockdiagramm der Interaktion von binokularen afferenten visuellen Signalen, Efferenzkopiesignalen, Blickbewegungen und zentralen vestibulären Signalen. Einzelheiten siehe Text.
(ADLER et al., 1981 a)

bis 11 Blitzen/s wurden scheinbare, senkrecht zur Richtung der Augenfolgebewegungen organisierte Streifen sehr deutlich sichtbar. Das zeigt, daß hier keine Efferenzkopie-Mechanismen die Ursache sind, sondern wahrscheinlich die Wechsel in der Position der retinalen Reize. Das Auftreten vertikaler Streifen der Periode P_{α}^* kann durch einen "Gedächtnis"-Mechanismus erklärt werden, der zwischen die Rezeptoren und das zentrale neuronale Bewegungssystem geschaltet ist.

Mit Hilfe eines einfachen fotografischen Verfahrens läßt sich dieser leicht imitieren und veranschaulichen: Das in den Versuchen benutzte random dot-Muster wurde fünf- bis siebenmal auf *dieselbe* fotografische Platte abgelichtet, wobei das Muster für jedes Foto um denselben Betrag horizontal nach rechts verschoben wurde. Es entstand ein Muster mit einer vertikalen Streifung der random dot-Struktur, welches ebenso eine horizontale Streifung zeigte (Abb. 64). Die vertikale Streifung war jener ähnlich, die die Versuchspersonen bei Augenfolgebewegungen über das stroboskopisch beleuchtete, stationäre random dot-Muster wahrnahmen, ihre vertikale Periodizität war jedoch weniger deutlich ausgeprägt. Die Ursache für die Streifung wird demnach eine der Periode P_{α}^* entsprechende Autokorrelation in dem random dot-Muster sein. Das random dot-Muster wird während eines Blitzintervalls um den Betrag V_e/f_s verschoben. Wenn ein zentralnervöses System, das die räumliche Periodizität analysiert (MAFFEI, 1978), in kürzeren Abständen gereizt wird, als es seiner verarbeitenden Zeitkonstanten (ca. 100-150 ms) entspricht, so entsteht automatisch eine Autokorrelationsspitze bei einer Entfernung von V_e/f_s in der von Blitz zu Blitz sichtbaren random dot-Struktur.

Dieser "Gedächtnismechanismus" ist offensichtlich von der Leuchtdichte und dem Adaptationsniveau unabhängig. Die geringste für das Auftreten von Scheinstreifen notwendige Blitzfrequenz war wenigstens innerhalb von $3^{10} \log$ Einheiten unabhängig von der Leuchtdichte des Reizes.

Alle Experimente wurden bei einer ziemlich niedrigen durchschnittlichen Reiz-Leuchtdichte durchgeführt, wobei die Blitzintensität ziemlich hoch war, aber die extrem kurze Dauer der Blitze (56 μ s Halbzeit) führte nur zu niedrigen mittleren Leuchtdichtewerten, die jedoch noch im phototopischen Adaptationsbereich lagen.

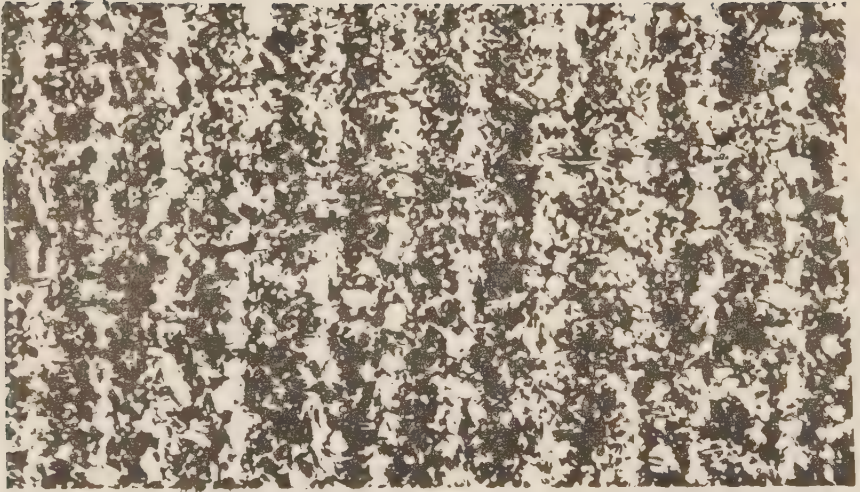


Abb. 64. Random dot-Muster (nach ATTNEAVE, 1954), das 5-7mal auf *dieselbe* fotografische Platte abgelichtet wurde, wobei das Muster für jedes Foto um denselben Betrag horizontal nach rechts verschoben wurde. (ADLER und GRÖSSER, 1979 c)

Hier soll kurz ein mögliches Modell für die Generierung der Alpha-Streifen dargestellt werden. Eine ausführliche Darstellung zusammen mit einer mathematischen Diskussion ist zu finden in ADLER et al. (1981).

Aus dem gleichzeitigen Auftreten von stationären Alpha-Streifen und einer wahrgenommenen Phi-Bewegung des gesamten random dot-Musters läßt sich schließen, daß hier wahrscheinlich zwei Gruppen von Kanälen im visuellen System aktiviert sind (c.f. BRADDICK et al., 1978): ein langsames, musterverarbeitendes System mit einer Integrations-Zeitkonstanten von ungefähr 0,3 s Dauer und ein schnelleres, bewegungsverarbeitendes System.

Die von den retinalen Rezeptoren kommenden afferenten Signale werden auf ihrem Weg zu den visuellen Zentren wahrscheinlich in einem neuronalen retinotop organisierten Netzwerk (M) mit einem Kurzzeitgedächtnis ("Leaky"-Integrator) gespeichert. Je eine bestimmte Zahl von aus diesem Netzwerk weitergeleiteten Signalen wird von dem musterverarbeitenden System gewertet. Das neuronale Netzwerk (M) arbeitet wie ein Puffer mit einer maximalen Kapazität von C_M Signalen und einer Zeitkonstanten T_M für den Verfall seines Gedächtnisses. Aus unseren experimentellen Daten ergibt sich für T_M ein Wert von $T_M = 0,55$ s bei $f_s = 11$ Blitze/s, 0,4 s bei $f_s = 30$ Blitze/s, 0,3 s bei $f_s = 50$ Blitze/s.

Daß Alpha-Streifen erst bei einer Blitzfrequenz $> 9,5$ Blitzen/s unabhängig von der Anzahl an Blitzen in einer Blitzserie auftreten, ist wahrscheinlich von einem Schwellenwertfaktor im neuronalen Netzwerk M abhängig (Abb. 64, 65).

8. ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit zwei unterschiedlichen Phänomenen der visuellen Wahrnehmung, der *Sigma-Bewegung* (einer Scheinbewegungswahrnehmung) und den *Alpha-Streifen* (einer Wahrnehmung von Mustern, die im visuellen ZNS gebildet werden).

A) Stationäre, periodische, visuelle Muster der Periode P_s , die stroboskopisch mit einer Blitzfrequenz f_s beleuchtet werden, rufen die Wahrnehmung einer Scheinbewegung (Sigma-Bewegung) hervor, wenn *Augenfolgebewegungen* mit der nach folgender Gleichung definierten Winkelgeschwindigkeit V_e

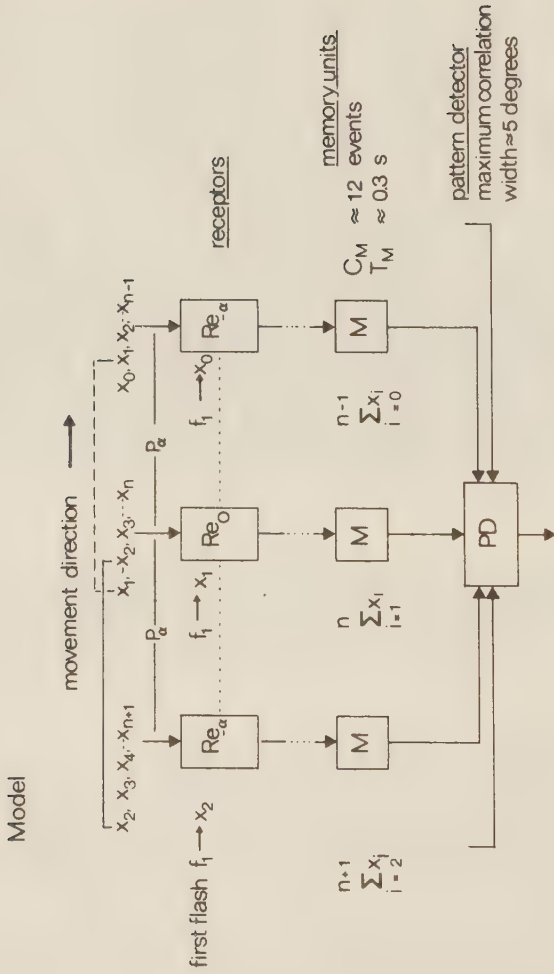


Abb. 65. Modell des die Alpha-Streifen generierenden neuronalen Netzwerkes. Erklärungen im Text. (ADLER et al., 1981 c)

über das Muster ausgelöst werden:

$$V_e = P_s \cdot f_s \quad (\text{grad} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (1)$$

Die Augenfolgebewegungen können übergehen in einen Sigma-OKN. Die Geschwindigkeit der langsamen Phase entspricht der Gleichung für V_e . Hervorgerufen wird der Sigma-OKN durch die Abbildung identischer retinaler Muster bei jedem Blitz, während sich das Auge in der Dunkelphase um den Betrag P_s verschiebt.

- B) Sigma-Phänomene lassen sich auch auslösen mit periodischen Streifenmustern, die mit jedem Auge gesehen werden, aber eine unterschiedliche Neigung oder räumliche Frequenz für jede Retina besitzen und dadurch einen Stereoeindruck hervorrufen.
- C) Sigma-Phänomene entstehen auch mit periodischen räumlichen Reizmustern, die nur mit der cyclopischen Retina gesehen werden können (24 vertikale Stereostreifen nach JULESZ und PAYNE). Die random dot-Reizmuster für das rechte und das linke Auge wurden mit polarisiertem Licht stroboskopisch beleuchtet und durch eine Brille mit gekreuzten Polarisationsfiltern betrachtet (Blitzfrequenz $f_s = 1-40$ Blitze/s). Die Winkelgeschwindigkeit V_e beträgt

$$V_e = k \cdot P_s \cdot f_s \quad (\text{grad} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (2)$$

$$0,6 \leq k \leq 0,95$$

k ist damit signifikant kleiner als bei periodischen Streifenmustern, die mit jeder Retina gesehen werden ($k \approx 1$).

- D) Die Blitzfolge kann bis zu einem beträchtlichen Grad randomisiert werden, ohne daß die Sigma-Bewegung oder der Sigma-OKN beeinträchtigt werden. Bei zeitlicher Verzögerung der Reize für das linke und das rechte Auge gegeneinander ist jedoch der Stereoeindruck vom Phasenwinkel der binocularen Reize abhängig. Bei alternierender Reizung kann nur noch ein sich bewegendes Streifenmuster, jedoch ohne Stereoeindruck, wahrgenommen werden.
- E) Als *Ursache* für die Entstehung der Sigma-Phänomene wird eine Interaktion von Signalen der Efferenzkopie, die im zentralnervösen Blick-Kontrollsystem entstehen, mit Signalen des afferenten visuellen Systems angenommen. Die

visuellen Signale entstehen durch die visuellen Reize auf der Retina. Die Interaktion von Reafferenz und Efferenzkopie kann wahrscheinlich auf verschiedenen Ebenen des afferenten visuellen Systems erfolgen, sowohl subcortical als auch cortical. Die Ergebnisse zeigen, daß eine Interaktion auf einer Ebene jenseits der monoculareren retinotopischen Repräsentation des visuellen Eingangs erfolgt, d.h. jenseits von Area 17, 18 und 19. Die Experimente schließen jedoch nicht die Möglichkeit einer weiteren Interaktion innerhalb des visuellen Systems aus, bei der eine retinotopische Repräsentation mit Punkt-auf-Punkt-Abbildung noch vorhanden ist.

- F) Sigma-Bewegungswahrnehmung und Sigma-OKN können auch ausgelöst werden beim Betrachten von statistischem visuellem Rauschen, z.B. random dot-Mustern ohne jegliche Periodizität (z.B. nach ATTNEAVE, 1954).

Bei Blitzfrequenzen zwischen 3-10 Blitzen/s scheint sich das random dot-Muster *in* Richtung der Augenbewegung zu bewegen. Auch hier hält diese Sigma-Bewegung die Sigma-Folgebewegungen über das Muster aufrecht.

Bei Blitzfrequenzen von 11-60 Blitzen/s sehen die Versuchspersonen Streifen (Alpha-Streifung), die senkrecht zur Richtung der Sigma-Folgebewegungen ausgerichtet sind und sich zusätzlich zu der random dot-Scheinbewegung ebenfalls in Richtung der Augenbewegung fortbewegen. Die räumliche Periode P_{α}^* dieser Scheinstreifen ist abhängig von der Blitzfrequenz f_s und der Winkelgeschwindigkeit V_e der Sigma-Folgebewegung:

$$P_{\alpha}^* = k \cdot V_e / f_s \quad (\text{grad}) \quad (6)$$

$$0,76 \leq k \leq 1,06$$

- G) Scheinbewegungen in Richtung der Augenfolgebewegung und ein willkürlicher OKN können ausgelöst werden, wenn dynamisches Rauschen eines TV-Schirms als Reizmuster verwendet wird. V_e und die Geschwindigkeit der Scheinbewegung hängen hauptsächlich von der Geschwindigkeit der initiiierenden Augenbewegung ab.

Die Versuche mit statischem und dynamischem visuellem Rauschen zeigen, daß Sigma-Phänomene keine räumlichen, periodischen, retinalen Reizmuster benötigen. Offensichtlich erbringt die Sigma-Bewegung ebenso die Information "visuelle Bewegung", wenn ein kontinuierlicher Wechsel retinaler Bilder erscheint, jedoch die statistische Struktur der retinalen Bilder dieselbe bleibt.

- H) Das Auftreten der Alpha-Streifen bei Sigma-Bewegung über statische random dot-Muster ist *nicht* durch Efferenzkopie-Signale verursacht, denn wenn die Augen einen stationären Punkt fixieren, aber das random dot-Muster mit einer konstanten Geschwindigkeit bewegt wird, treten dieselben Scheinstreifen bei Blitzfrequenzen $\geq 9,5$ Blitze/s auf. Gl. (6) ist ebenfalls gültig, wenn V_e durch die Winkelgeschwindigkeit des Reizes V_s ($k^* = 1$) ersetzt wird. Unterhalb von 9,5 Blitzen/s sind keine Alpha-Streifen sichtbar.
- I) Die Sichtbarkeit der Alpha-Streifen wurde mittels einer fünf Kategorien umfassenden Klassifikation oder durch Maskieren mit weißem Licht gemessen. Sie ist von folgenden Parametern abhängig:
1. Der Periode P_α^* . Die räumliche Frequenz-Transfer-Funktion der Alpha-Streifen ähnelt der von tatsächlich sinusförmigen oder rechteckförmigen Mustern.
 2. Der Anzahl n der Blitze innerhalb einer Blitzserie zwischen $3 \leq n \leq 15$. Oberhalb von $n = 15$ wird eine Sättigung erreicht. Bis zu einem Variationskoeffizienten von 0,4 beeinträchtigt eine zufällige Streuung der Blitzintervalle (konstante durchschnittliche Blitzrate, GAUSS'sche Intervallverteilung) die Sichtbarkeit der Alpha-Streifen nicht.
 3. Der Blitzfrequenz f_s . Ein monotonen Ansteigen der Sichtbarkeit der Alpha-Streifen mit der Blitzfrequenz wurde für den Bereich $10 \leq f_s \leq 30$ Blitzen/s gefunden. Oberhalb von 35 Blitzen/s wird eine Sättigung erreicht.
 4. Der Anzahl m gleichzeitig sichtbarer Alpha-Streifen von $2 \leq m \leq 6$.
 5. Der durchschnittlichen Leuchtdichte des stroboskopisch beleuchteten random dot-Musters. Mit ansteigender Reizleuchtdichte wurde der niedrige Werte für P_α^* kleiner. Unter niedrigen phototopischen Reizbedingungen erreichte P_α^* ein Maximum bei $P_\alpha^* = 0,5^\circ$.
 6. Monocularen oder binocularen Beobachtungsbedingungen. Die maskierende Leuchtdichte war bei binocularer Reizung höher als bei monocularer. Alpha-Streifen, die mit beiden Augen, aber mit binocularer Disparität gesehen werden, rufen einen Stereoeindruck hervor.
- J) Es wird angenommen, daß die Alpha-Streifen im afferenten visuellen System vor der Ebene der Stereopsis generiert werden. Gedächtnis-Einheiten (leaky

integrators) mit einer Zeitkonstanten von ungefähr 0,3-0,4 s sind ein wesentlicher Teil eines Autokorrelations-Modells, das die Alpha-Streifen zu erklären versucht.

9. LITERATURVERZEICHNIS

- ADLER, B., GRÖSSER, O.-J.
Sigma-movement perception and optokinetic nystagmus elicited by stroboscopically illuminated stereopatterns.
Exp. Brain Res. 36, R3 (1979 a)
- ADLER, B., GRÖSSER, O.-J.
Optokinetic nystagmus with stereoscopic stripe patterns illuminated stroboscopically.
Neurosci. Lett. (Suppl.) 3, 351 (1979 b)
- ADLER, B., GRÖSSER, O.-J.
Apparent movement and appearance of periodic stripes during eye movements across a stroboscopically illuminated random dot pattern.
Exp. Brain Res. 37, 537-550 (1979 c)
- ADLER, B., GRÖSSER, O.-J.
Apparent movement perception elicited by stroboscopically illuminated stationary random dot patterns.
Neurosci. Lett. (Suppl.) 3, 352 (1979 d)
- ADLER, B., GRÖSSER, O.-J.
Apparent movement perception. Eye pursuit movements and optokinetic nystagmus triggered by visual noise.
Exp. Brain Res. 36, R3-R4 (1979 e)
- ADLER, B., COLLEWIJN, H., CURIO, G., GRÖSSER, O.-J., PAUSE, M., SCHREITER, U., WEISS, L.
Sigma-movement and sigma-nystagmus: A new tool to investigate the gaze pursuit system and visual movement perception in man and monkey.
Ann. N.Y. Acad. Sci. 374, 284-302 (1981 a)
- ADLER, B., GRÖSSER, O.-J.
Apparent movement perception, eye pursuit movements and optokinetic nystagmus elicited by stroboscopically illuminated stationary periodic stereopatterns.
In: FUCHS, A.F., BECKER, W. (Eds.): Proceedings in Oculomotor Research, Elsevier/North-Holland, New York, Amsterdam, Oxford, pp. 577-586 (1981 b)
- ADLER, B., BOCK, O., GRÖSSER, O.-J.
Alpha-stripes: A spatial periodicity appearing in stroboscopically illuminated random dot patterns.
Vision Res. 21, 913-924 (1981 c)
- ADLER, B., GRÖSSER, O.-J.
Sigma-movement and optokinetic nystagmus elicited by stroboscopically illuminated stereopatterns.
Exp. Brain Res. 47, 353-364 (1982)
- ANSTIS, S.M.
Phi-movement as a subtraction process.
Vision Res. 10, 1411-1439 (1970)

ANSTIS, S.M.

Apparent movement.

In: HELD, R., LEIBOWITZ, H.W., TEUBER, H.-L. (Eds.): Perception, Handbook of Sensory Physiology, Vol. VIII, pp. 655-673, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1978

ARISTOTLE:

On the soul. Parva Naturalia. On Breath. With an English translation by W.S., Cambridge University Press, Cambridge, Mass. 1964

ATTNEAVE, F.

Some informational aspects of visual perception.
Psychol. Rev. 61, 183-193 (1954)

BEHRENS, F., GRÖSSER, O.-J.

Optokinetic nystagmus, pursuit eye movements and apparent motion perception induced by intermittently illuminated stationary patterns.
Exp. Brain Res. 30, R6-R7 (1977)

BEHRENS, F., GRÖSSER, O.-J.

Bewegungswahrnehmung und Augenbewegungen bei Flickerbeleuchtung unbewegter visueller Muster.

In: KOMMERELL, G. (Ed.): Augenbewegungsstörungen, Neurophysiologie und Klinik, S. 273-284, J.F. Bergmann, München 1978

BEHRENS, F., GRÖSSER, O.-J.

Smooth pursuit eye movements and optokinetic nystagmus elicited by intermittently illuminated stationary patterns.
Exp. Brain Res. 3, 317-336 (1979)

BRADDICK, O., CAMPBELL, F.W., ATKINSON, I.

Channels in vision. Basic aspects.

In: HELD, R., LEIBOWITZ, H.W., TEUBER, H.-L. (Eds.): Perception, Handbook of Sensory Physiology, Vol. VIII, pp. 3-38, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1978

BUETTNER, U.W., DICHGANS, J., GRÖSSER, O.-J.

Efferent motion perception (sigma-movement) and sigma-pursuit in neurological patients.

In: LENNERSTRAND, G., ZEE, D.S., KELLER, E.L. (Eds.): Functional Basis of ocular motility disorders, Vol. , pp. 359-361, Pergamon Press 1981

DVOŘÁK, K.

Über Analoga der persönlichen Differenz zwischen beiden Augen und den Netzhautstellen desselben Auges.

Sber. k. böhm. Ges. Wiss. (math.-naturw. Klasse), 3. März 1872 (cit. Mach, 1905)

GRÖSSER, O.-J.

Space perception and the gazemotor system.
Human Neurobiology 1, 73-76 (1982)

GRÖSSER, O.-J., GRÖSSER-CORNEHLS, U.

Neurophysiologie des Bewegungssehens. Bewegungsempfindliche und richtungsspezifische Neurone im visuellen System.
Erg. Physiol. 61, 178-265 (1969)

GRIND, W.A. van de, GRÜSSER, O.-J., LUNKENHEIMER, H.U.
Temporal transfer properties of the afferent visual system. Psychophysical, neurophysiological and theoretical investigations.
In: JUNG, R. (Ed.): Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/3 A, pp. 431-573, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1973

HELMHOLTZ, H. von
Handbuch der physiologischen Optik.
Voss, Leipzig 1866

HENN, V., COHEN, B., YOUNG, L.R.
Visual-vestibular interaction in motion perception and the generation of nystagmus.
Neurosci. Res. Program Bull. 18, 458-651 (1980)

HENN, V., BÜTTNER-ENNEVER, J.A., HEPP, K.
The primate oculomotor system. I. Motor neurons. A synthesis of anatomical, physiological, and clinical data.
In: GRÜSSER, O.-J. (Ed.): Human Neurobiology, Oculomotor Functions, Vol. 1, No. 2, pp. 77-86, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1982

HENN, V., HEPP, K., BÜTTNER-ENNEVER, J.A.
The primate oculomotor system. II. Premotor system. A synthesis of anatomical, physiological, and clinical data.
In: GRÜSSER, O.-J. (Ed.): Human Neurobiology, Oculomotor Functions, Vol. 1, No. 2, pp. 87-95, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1982

HERING, E.
Der Raumsinn und die Bewegungen des Auges.
In: HERMANN, L. (Ed.): Handbuch der Physiologie 3, S. 343-601, Vogel, Leipzig 1879

HEYWOOD, S., CHURCHER, J.
Eye movements and the afterimage. I. Tracking the afterimage.
Vision Res. 11, 1163-1168 (1971)

HEYWOOD, S., CHURCHER, J.
Eye movements and the afterimage. II. The effect of foveal and non-foveal afterimages on saccadic behavior.
Vision Res. 12, 1033-1043 (1972)

HEYWOOD, S.
Pursuing stationary dots: Smooth eye movements and apparent movement.
Perception 2, 188-195 (1973)

HOLST, E. von, MITTELSTAEDT, H.
Das Reafferenzprinzip. Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie.
Naturwissenschaften 20, 464-465 (1950)

HUBEL, D.H., WIESEL, C.N.
Laminar and columnar distribution of geniculo-cortical fibers in the macaque monkey.
J. Comp. Neurol. 146, 421-450 (1972)

HUBEL, D.H., WIESEL, C.N.

Sequence regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate cortex.

J. Comp. Neurol. 158, 267-293 (1974)

JULESZ, B.

Foundations of cyclopean perception.

Univ. Chicago Press, p. 406, Chicago 1971

JULESZ, B., PAYNE, R.A.

Differences between monocular and binocular stroboscopic movement perception.

Vision Res. 8, 433-444 (1968)

JUNG, R.

Nystagmographie: Zur Physiologie und Pathologie des optisch-vestibulären Systems beim Menschen.

In: BERGMAN, FREY, SCHWIEGK (Eds.): Handbuch der Inneren Medizin, 4. Aufl., Vol. 5/1, S. 1325-1379, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1953

JUNG, R.

Neurophysiological and psychophysical correlates in vision research.

In: KARZMAR, A.G., ECCLES, J.C. (Eds.): Brain and Human Behaviour, pp. 209-258, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1972 a)

JUNG, R.

Cerebral control of eye movements and motion perception. Introduction.

Bibl. Ophthal. 82, 1-6 (1972 b)

JUNG, R.

How do we see with moving eyes?

Bibl. Ophthal. 82, 377-395 (1972 c)

JUNG, R.

Visual perception and neurophysiology.

In: JUNG, R. (Ed.): Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/3 A, pp. 1-152, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1973

KOENDERINK, J.J., DOORN, A.J. van

Dual percept of movement and spatial periodicity in stroboscopically illuminated moving noise patterns.

J. opt. Soc. Am. 70, 456-458 (1980)

KOMMERELL, G., KLEIN, U.

Über die visuelle Regelung der Oculomotorik: Die optomotorische Wirkung exzentrischer Nachbilder.

Vision Res. 11, 905-920 (1971)

KOMMERELL, G., TAUMER, R.

Investigations of the eye tracking system through stabilized retinal images.

In: DICHGANS, J., BIZZI, E. (Eds.): Cerebral Control of Eye Movements and Motion Perception, pp. 288-297, S. Karger, Basel 1972

KORN, A.

Untersuchung von Eigenschaften des Augenfolgesystems mit Hilfe von Scheinbewegungen.

Z. Exp. Angew. Psychol. 21, 378-393 (1974)

LAMONTAGNE, C.

A new type of apparent motion as a measure of human visual tracking.
Bionics Research Laboratory Edinburgh University, Edinburgh, Memorandum
Percept - 9 (1972)

LAMONTAGNE, C.

A new experimental paradigm for the investigation of the secondary system
of human visual motion perception.
Perception 2, 167-180 (1973)

MACH, E.

Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen.
Engelmann, Leipzig 1875

MACH, E.

Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychi-
schen.
5. Aufl., S. 309, Fischer, Jena 1905

MACKENSEN, G.

Untersuchungen zur Physiologie des optokinetischen Nystagmus.
Graefes Arch. Ophthalmol. 155, 284-313 (1954)

MAFFEI, L.

Spatial frequency channels: Neural mechanisms.
In: HELD, R., LEIBOWITZ, H.W., TEUBER, H.-L. (Eds.): Handbook of Sensory
Physiology, Vol. VIII, pp. 39-66, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New
York 1978

NES, F.L. van, BOUMAN, M.A.

Spatial modulation transfer in the human eye.
J. opt. Soc. Am. 57, 401-406 (1967)

NES, F.L. van, KOENDERINK, J.J., NAS, H., BOUMAN, M.A.

Spatio-temporal modulation transfer in the human eye.
J. opt. Soc. Am. 57, 1082-1088 (1967)

NIJEUWENHUYIS, R., VOOGD, J., HUIJZEN, Chr. van

Das Zentralnervensystem des Menschen.
Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1980

PULFRICH, C.

Die Stereoskopie im Dienste der isochromen und heterochromen Photometrie.
Naturwissenschaften 10, 533-564; 569-601; 714-722 (1922)

ROBSON, J.G.

Spatial and temporal contrast sensitivity functions of the visual system.
J. opt. Soc. Am. 56, 1141-1142 (1966)

ROCK, I., EBENHOLTZ, S.

Stroboscopic movement based on change of phenomenal rather than retinal lo-
cation.
Am. J. Psychol. 75, 193-207 (1962)

ROSS, J.

Stereopsis by binocular delay.
Nature 248, 363-364 (1974)

SCHOBER, H.A.W., HILZ, R.

Contrast sensitivity of the human eye for square-wave gratings.

J. opt. Soc. Am. 55, 1086-1091 (1965)

STEVENS, S.S.

Mathematics, measurement and psychophysics.

In: STEVENS, S.S. (Ed.): Handbook of Experimental Psychology, pp. 1-49, Wiley, New York 1951

STEVENS, S.S.

Perceptual magnitude and its measurement.

In: CARTERETTE, E.C., FRIEDMAN, M.P. (Eds.): Handbook of Perception, Vol. II, Psychophysical Judgement and Measurement, pp. 361-390, Academic Press, New York 1974

STOPER, A.E.

Vision during pursuit movement: The role of oculomotor information.

Ph.D. Thesis, p. 155, Brandeis Univ., Waltham, Mass. 1967

STOPER, A.E.

Apparent motion of stimuli presented stroboscopically during pursuit movement of the eye.

Percept Psychophys. 13, 201-211 (1973)

TAUMER, R., HENNIG, J., PERNICE, D.

Slow ocular dipole moment (ODM) variation-a damped oscillation.

In: DODT, E., PEARLMAN, J.T. (Eds.): IXth ISCERG Symposium. Doc. Ophthalm. Proc. Ser. 4, 465-469 (1974)

TAUMER, R., ROHDE, N., WICHMANN, W.

Studium der elektrischen Potentiale der Netzhaut mit der ERG-, EOG- und DC-ERG-Technik.

Ber. Dtsch. Ophthalmol. Ges. 74, 743-746 (1977)

TYLER, C.W.

Stereopsis in dynamic visual noise.

Nature 250 (5469), 781-782 (1974 a)

TYLER, C.W.

Depth perception in disparity gratings.

Nature 251 (5471), 140-142 (1974 b)

TYLER, C.W.

Induced stereo movement.

Vision Res. 14, 609-613 (1974 c)

UEXKÖLL, J. von

Theoretische Biologie.

Springer-Verlag, Berlin 1920

WARD, R., MORGAN, M.

Perceptual effects of pursuit eye movements in the absence of a target.

Nature 274, 158-159 (1978)

WERTHEIMER, M.
Experimentelle Studien über das Sehen von Bewegung.
Z. Psychol. 61, 161-265 (1912)

DANKSAGUNG

An dieser Stelle möchte ich besonders Herrn Professor Dr. O.-J. Grüsser für das Thema zu dieser Dissertation, für seine Anleitung zum wissenschaftlichen Arbeiten auf dem Gebiet der Neurophysiologie, für die kritischen Diskussionen und die Unterstützung im Verlauf der Arbeit danken, ohne die eine Bewältigung der gestellten Aufgabe kaum möglich gewesen wäre.

Allen Mitarbeitern der Neurophysiologischen Abteilung des Physiologischen Instituts der Freien Universität Berlin danke ich für ihre Hilfe.

Mein Dank gilt ebenfalls der Feinmechanischen Werkstatt und der Elektronischen Werkstatt für ihre technische Hilfe bei der Herstellung einer präzisen Versuchsapparatur, Herrn L. Weiß bei der Erstellung von Computerprogrammen, Frau M. Klingbeil und Frau J. Dames für technische Assistenz, Frau I. Knierim und Frau U. Saykam für vielfältige Schreibarbeiten, Herrn P. Holzner für seine mannigfachen Fotoarbeiten, der Graphikabteilung für die Zeichenarbeiten und Frau E. Gaebel für das sehr sorgfältige Schreiben der Arbeit, die mir alle beim Zustandekommen dieser Arbeit sehr behilflich gewesen sind.

LEBENS LAUF

Am 16.4.1958 wurde ich als zweite Tochter des Versicherungskaufmannes Arnolf Adler und seiner Ehefrau Anita, geb. Simon, in Berlin geboren.

Von 1964-1968 besuchte ich die 21. Grundschule in Berlin-Hermsdorf und wechselte von dort auf die Evangelische Grundschule Berlin-Frohnau. 1970 wurde ich in das angeschlossene Evangelische Gymnasium aufgenommen. Nach Eintritt in die reformierte Oberstufe legte ich im Sommer 1976 das Abitur ab und erhielt die allgemeine Hochschulreife. Zum Wintersemester 1976/77 begann ich mit dem Studium der Humanmedizin an der Freien Universität Berlin. 1980 studierte ich für zwei Semester an der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau. 1981 heiratete ich den Mediziner Joachim Zeisberg. Im November 1982 erhielt ich nach Bestehen des 3. Abschnitts der Ärztlichen Prüfung die Approbation zum Arzt. Seit Januar 1983 arbeite ich als Wissenschaftliche Mitarbeiterin in der Augenklinik des Klinikums Charlottenburg der Freien Universität Berlin.

